Номер 2

ISSN 0031-031X Март–Апрель 2024







\_

### Номер 2, 2024

-

Закономерности изменения ассоциаций радиолярий в раннем турне (ранний карбон) и кунгуре (ранняя пермь) на востоке Европейской России <i>М. С. Афанасьева</i>	3
Новые сфероморфные проблематики Gaparella	· · ·
из нижнего кембрия Западной Монголии	
Е. А. Лужная	23
Новые род Voluceropecten и семейство Voluceropectinidae позлнепермских пектинил бореальной налобласти	
А. С. Бяков	32
Род Alatyroceras gen. nov. (Ammonoidea: Cardioceratidae, Arctocephalitinae) из верхнего бата (средняя юра) Русской платформы	
B. B. Mumma	41
Микроструктура створок рода Praeoehlertella Mergl (семейство Discinidae) из верхнедевонских отложений Казахстана	
Т. Н. Смирнова, Ю. А. Гатовский, Е. А. Жегалло	53
Юрские мшанки семейства Eleidae (Melicerititida, Stenolaemata)	
Л. А. Вискова	56
Первые представители корнутной стилофоры Phyllocystis (Echinodermata) в ордовике (волховский горизонт, дапинский и дарривильский ярусы) Балтики и особенности осевой симметрии стилофор	
С. В. Рожнов, Г. А. Анекеева	64
Palmatolepis abramovae sp. nov. – новый вид конодонтов из макаровских отложений фаменского яруса (верхний девон) западного склона Южного Урала	
Р. Ч. Тагариева	80
Древнейший представитель Dvinosaurus (Temnospondyli, Dvinosauria) из сундырского фаунистического комплекса пермских тетрапод Восточной Европы	
А. В. Ульяхин, В. К. Голубев	88
Первая находка ихтиозавра в Удмуртии (Приуралье, Россия)	
А. С. Бакаев, А. В. Сергеев, Н. Г. Зверьков	112
Promephitis lartetii gaudry, 1861 (Carnivora: Mephitidae) из позднего миоцена Тувы (местонахождение Таралык-Чер)	
И. Ф. Арасланов, А. В. Лавров	118
Мел-палеогеновая граница в разрезе Шапсугский (южный склон Северо-Западного Кавказа)	
Д. В. Кочергин, Н. В. Грановская	132

\_

#### No. 2, 2024

\_\_\_\_

-

Patterns of Changes in Radiolarian Associations in the Early Tournaisian (Mississippian) and Kungurian (Cisuralian) in Eastern European Russia	
M. S. Afanasieva	3
New Spheromorphic Problematics Gaparella from the Lower Cambrian of Western Mongolia E. A. Luzhnaya	23
New Genus <i>Voluceropecten</i> and Family Voluceropectinidae of Late Permian Pectinids of the Boreal Superrealm	
A. S. Biakov	32
The Genus <i>Alatyroceras</i> gen. nov. (Ammonoidea: Cardioceratidae, Arctocephalitinae) from the Upper Bathonian (Middle Jurassic) of the Russian Platform	
V. V. Mitta	41
Microstructure of the Valves of the Genus <i>Praeoehlertella</i> Mergl (Family Discinidae) from the Upper Devonian Deposits of Kazakhstan	
T. N. Smirnova, Yu. A. Gatovsky, E. A. Zhegallo	53
Jurassic Bryozoans of the Family Eleidae (Melicerititida, Stenolaemata)	
L. A. Viskova	56
First Specimens of the Cornutan Stylophora <i>Phyllocystis</i> (Echinodermata) in the Ordovician (Volkhov Regional Stage, Dapingian and Darrivilian) of Baltica and Special Aspects of Stylophora Axial Symmetry	
S. V. Rozhnov, G. A. Anekeeva	64
<i>Palmatolepis abramovae</i> sp. nov. – a New Conodont Species from the Makarovo Horizon (Lower Famennian, Upper Devonian), the Western Slope of the South Urals	
R. Ch. Tagarieva	80
Ancient Species of the Genus <i>Dvinosaurus</i> (Temnospondyli, Dvinosauria) from the Permian Sundyr Tetrapod Assemblage of Eastern Europe	
A. V. Uliakhin, V. K. Golubev	88
First Finding of an Ichthyosaur in the Udmurtia (Cis-Ural Region, Russia)	112
A. S. Dunuev, A. V. Sergeev, N. O. Zvernov	112
Promephitis lartetii Gaudry (Carnivora: Mephitidae) from the Late Miocene of Tuva (Taralyk-Cher Locality)	110
1. 1. ALUSUITOV, A. V. LUVFOV	118
Cretaceous-Paleogene Boundary in the Shapsug Section (Southern Slope of the Northwest Caucasus)	
D. V. Kochergin, N. V. Granovskaya	132

УДК 563.141:551.735.1/736.1(470.42+470.57)

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ АССОЦИАЦИЙ РАДИОЛЯРИЙ В РАННЕМ ТУРНЕ (РАННИЙ КАРБОН) И КУНГУРЕ (РАННЯЯ ПЕРМЬ) НА ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2024 г. М.С.Афанасьева\*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

\*e-mail: afanasieva@paleo.ru

Поступила в редакцию 30.08.2023 г. После доработки 25.09.2023 г. Принята к публикации 25.09.2023 г.

Существуют важные морфологические отличия доминирующих высоких таксонов (классов) в ассоциациях радиолярий, обитавших на разных глубинах палеобассейнов. В раннем турне раннего карбона и в кунгуре ранней перми в ассоциациях радиолярий отмечена похожая инверсия доминирующих таксонов, что может свидетельствовать о сходных изменениях условий обитания радиолярий как в раннем турне, так и в кунгуре: от относительно более глубоководных условий шельфа с доминирующими пористыми Sphaerellaria к менее глубоководным обстановкам, в условиях которых преобладали сетчато-губчатые Spumellaria.

*Ключевые слова*: радиолярии, доминантные высокие таксоны (классы), условия обитания, раннее турне, ранний карбон, кунгур, ранняя пермь, Волго-Уральский бассейн, Южный Урал, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X24020019, EDN: FJIPFT

#### ВВЕДЕНИЕ

Ассоциации радиолярий в той или иной степени отражают прижизненные экологические условия обитания. При этом существуют весьма важные морфологические отличия между доминирующими высокими таксонами (классами) радиолярий, обитавшими на разных глубинах древних морей и океанов: (1) в ассоциациях из глубоководных отложений палеоокеанов преобладали билатерально-симметричные таксоны, (2) в комплексах из отложений шельфа палеоморей доминировали сферические морфотипы.

Комплексы радиолярий нижнего турне и кунгура характеризуют экозоны в том смысле, как это рекомендовано в "Стратиграфическом кодексе России" (2019, с. 35, статья VII.4ж):

(1) экозона — это слои, в которых комплекс остатков организмов (в данном случае радиолярий) отражает их прижизненную экологическую ассоциацию или тафономические особенности ориктоценоза;

(2) в характеристике установленных экозон отражено количественное соотношение так-

сонов (в настоящей статье таксонов высокого ранга – классов).

Следует отметить, что валовое число экземпляров того или иного таксона или совокупно всех таксонов в рабочей коллекции не в полной мере отражает истинное разнообразие ассоциаций. Вместе с тем, относительное, количественное соотношение между высокими таксонами является надежной характеристикой биоразнообразия палеопопуляций. Количественное соотношение позволяет выразить в процентах отношение между собой различных групп организмов и оценить долю искомой группы в общем биоразнообразии ассоциации.

Использование количественного соотношения таксонов высокого ранга в качестве индикатора изменения условий палеосреды представляет собой методологический подход для решения вопросов биоразнообразия и палеоэкологии радиолярий. Этот метод был предложен С.Б. Кругликовой (1981, 1984) и хорошо зарекомендовал себя при анализе изменения таксономического состава современных и ископаемых радиолярий в разных условиях палеоморей и океанов (Кругликова, 1990, 1995, 2013; Kruglikova, 1993; Афанасьева, 2000; Afanasieva, 2023; Afanasieva et al., 2023). При этом следует подчеркнуть, что в условиях шельфа палеоморей отмечена "конкуренция" между сферическими радиоляриями с пористым скелетом из класса Sphaerellaria и с сетчато-губчатым скелетом из класса Spumellaria.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

I. Материалом для исследования радиолярий кунгурского яруса Южного Урала (рис. 1, I и II) и нижнетурнейского подъяруса Волго-Уральского бассейна (рис. 1, III) послужили:

(1) 30 электронно-микроскопических фотографий девяти видов радиолярий из разреза Алегазово, выполненных Х. Коцуром (Kozur,

1980, табл. 1, фиг. 1, 2), Х. Коцуром и Х. Мостлером (Коzur, Mostler, 1989, табл. 15, фиг. 1–7а, 7b; табл. 16, фиг. 1a, 1b, 2, 3a, 3b, 4; табл. 17, фиг. 1a– 1c, 2–4; табл. 18, фиг. 1a–1f); образцы с радиоляриями были получены Коцуром от В.Е. Руженцева (ПИН АН СССР) в 1975 г. в Москве во время проведения VIII Международного конгресса по стратиграфии и геологии карбона;

(2) 50 электронно-микроскопических фотографий радиолярий из разреза Мечетлино, выполненных Б.М. Галиуллиным на электронном микроскопе XL-30 ESEM в Казанском федеральном ун-те (КФУ);

(3) 92 электронно-микроскопические фотографии радиолярий из шести образцов скважины Мелекесская-1 (инт. 1893.92–1881.7 м), выполненных В.М. Назаровой, Московский государствен-



**Рис.** 1. Местонахождения радиолярий кунгура на Южном Урале (I и II), раннего турне в Волго-Уральском (III) и Прикаспийском (IV) бассейнах: I – р. Ай, с. Алегазово, разрез Алегазово (Kozur, Mostler, 1989); II – р. Юрюзань, с. Мечетлино, разрез Мечетлино (Chernykh et al., 2022; Афанасьева, 2023а; Afanasieva, 2023); III – скважина Мелекесская-1 (Афанасьева, 2022а, 2022б, 2023б; Afanasieva et al., 2023; Фортунатова и др., 2023); IV – массив Карачаганак (Афанасьева, 1987, 2000).

ный ун-т им. М.В. Ломоносова (МГУ) на электронном микроскопе TESCAN в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН).

II. Изучение радиолярий из кунгурских отложений Южного Урала и нижнетурнейских отложений Волго-Уральского бассейна включало в себя:

(1) исследование морфологии радиолярий;

(2) определение таксономической принадлежности радиолярий;

(3) анализ соотношения таксонов высокого ранга (классов) и оценку абсолютного и относительного числа видов и родов в четырех классах радиолярий;

(4) для решения вопросов биоразнообразия и палеоэкологии радиолярий применен методологический подход, основанный на соотношении высших таксонов (классов) радиолярий (Кругликова, 1981, 1984, 1990; Афанасьева, 2000).

III. Систематика высших радиолярий приведена по работам М.С. Афанасьевой и Э.О. Амона (Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006).

IV. Коллекции радиолярий.

Коллекция радиолярий Прикаспийской впадины № 5507 хранится в ПИН РАН. Фотоколлекции радиолярий нижнего кунгура и нижнего турне были переданы для изучения М.С. Афанасьевой и хранятся в ПИН РАН:

(1) коллекция нижней перми № 5481: 50 электронно-микроскопических фотографий, любезно предоставленных Г.М. Сунгатуллиной и Р.Х. Сунгатуллиным (КФУ) из отложений саранинского горизонта нижнего кунгура (нижняя пермь) разреза Мечетлино Южного Урала;

(2) коллекция карбона № 5508: 92 электронно-микроскопические фотографии, любезно предоставленные Л.И. Кононовой и В.М. Назаровой (МГУ), Н.К. Фортунатовой, Всероссийский научно-исследовательский геологический нефтяной ин-т (ВНИГНИ) и Е.Л. Зайцевой (МГУ, ВНИГНИ) из отложений нижнего турне (нижний карбон) скв. Мелекесской-1 Волго-Уральского бассейна.

#### РАДИОЛЯРИИ РАННЕГО ТУРНЕ

Раннетурнейские комплексы радиолярий известны очень мало (рис.  $2, \partial, e, M$ ), хотя турнейские радиолярии распространены достаточно широко и установлены как в глубоководных отложе-



**Рис.** 2. Распространение радиолярий в турнейских отложениях нижнего карбона: a – Южная Франция, Кабьер, Эро, Верхние Пиренеи (Deflandre, 1952, 1953; Holdsworth, 1973, 1977; Gourmelon, 1985, 1986, 1987); b – Северная Африка, Алжир, Сахара (Gourmelon, 1988); e – Турция, Стамбул (Holdsworth, 1973, 1977; Noble et al., 2008); e – Северная Африка, Алжир, Сахара (Braun, 1989, 1990; Won, 1983, 1991a, b, 1992, 1998; Won, Seo, 2010); d – Казахстан, Прикаспийская впадина, массив Карачаганак (Афанасьева, 1987, 2000); e, w – Россия: (e) Волго-Уральский бассейн, скважина Мелекесская-1 (Афанасьева, 2022a, 20226, 20236; Afanasieva et al., 2023; Фортунатова и др., 2023), (w) Оренбургское Приуралье (Афанасьева, Кононова, 2009; Afanasieva, Kononova, 2009); 3-m – США: (3, u) Аляска и Невада (Holdsworth, Jones, 1980), (k) Юта (Park, Won, 2012), (a) Северная Дакота (Nazarov, Ormiston, 1987), (m) Оклахома (Ormiston, Lane, 1976; Cheng, 1986; Schwartzapfel, Holdsworth, 1996); n, o – Китай: (m) Суаба Йой (Sashida et al., 2000); p – Малайзия, Северный Перак (Jasin, Harun, 2006); c – Восточная Австралия, хр. Нью-Ингленд (Аitchison, 1993). Местонахождения радиолярий турнейского яруса (a-e, w-n, n-c) и нижнетурнейского подъяруса (d, e, m) нанесены на адаптированную схему глобальной реконструкции континентов и океанов для раннего карбона (Scotese, 2001).

ниях пелагиали палеоокеанов (рис. 2, *a*-*e*, *з*-*c*), так и в относительно мелководных отложениях шельфа палеоморей (рис. 2, *д*, *e*, *ж*).

Американские, европейские и азиатские радиоляриевые шкалы нижнего—среднего карбона основаны на закономерностях эволюции доминирующих представителей билатерально-симметричных Albaillellaria, происходившей на фоне развития радиолярий с пиломом Archocyrtium и Pylentonema, а также сферических и ставраксонных радиолярий (Holdsworth, Jones, 1980; Aitchison et al., 2017 и многие другие авторы).

Однако в палеоморях Южного Урала, Волго-Уральского и Прикаспийского бассейнов билатерально-симметричные Albaillellaria практически неизвестны. Здесь доминировали сферические Spumellaria и Sphaerellaria (рис. 2, *д*, *е*, *ж*).

Впервые достоверные радиолярии раннего турне были установлены на севере Прикаспийского бассейна в разрезе массива Карачаганак (рис. 1, IV и 2, д) (Афанасьева, 1987, 2000). Массовое присутствие сферических морфотипов позволило установить слои с Entactiniidae gen. et sp. indet. (рис. 3). Однако радиолярии имеют крайне неудовлетворительную сохранность, их скелеты сильно перекристаллизованы (рис. 4). Комплекс радиолярий настолько таксономически беден, что его невозможно использовать для целей биостратиграфии. Но, с другой стороны, доминирующие сферические морфотипы позволяют судить о палеосреде обитания радиолярий в относительно мелководных условиях массива Карачаганак.

В 1996 г. Дж. Шварцапфель и Б. Холдсуорт (Schwartzapfel, Holdsworth, 1996) в формации Вудфорд штата Оклахома (рис. 2, *м*, 3) установили биозону радиолярий Glanta crinerensis – Protoalbaillella media. Биозона приурочена к конодонтовой подзоне upper Siphonodella duplicata. Ассоциация радиолярий характеризуется присутствием билатерально-симметричных Albaillellaria и радиолярий с пиломом из родов Pylentonema, Popofskyellum и Cyrtisphaeractenium.

Позднее в пелагических отложениях Баньчэне, юго-восточная провинция Гуанси, Китай, была указана (без описания) зона радиолярий Archocyrtium praewandi (рис. 3), охватывающая конодонтовые зоны Siphonodella sulcata и lower Siphonodella duplicata (Zhang et al., 2008).

В настоящее время достоверные и очень хорошо сохранившиеся радиолярии раннетурнейского возраста установлены в Волго-Уральском бассейне в шести образцах скважины Мелекесская-1 (рис. 1, III; 5) в приграничных с девоном отложениях золотоозерской свиты (Афанасьева, Кононова, 2021; Афанасьева, 2022а, 20226, 20236; Afanasieva et al., 2023; Фортунатова и др., 2023).

		Зоны конодонтов	Экозоны радиолярий				
Ярус Полтьярус		Алексеев, 2008; Алексеев и др., 2013	Афанасьева, 1987, 2000	Schwartzapfel and Holdsworth, 1996	Zhang et al., 2008	Афанасьева, Кононова, 2021; Афанасьева в Фортунатова и др., 2023	
ий	Į	Siphonodella belkai				Spongentactinia oraia	
Турнейски Нижний	Нижний	Siphonodella upper duplicate lower	Entactiniidae gen. et sp. indet.	Glanta crinerensis — Protoalbaillella media	Archocyrtium	Provisocyntra kononovac	
		Siphonodella sulcata			praewandi		

Рис. 3. Экозоны радиолярий нижнетурнейского подъяруса нижнего карбона.



**Рис. 4.** Радиолярии экозоны Entactiniidae gen. et sp. indet., нижнетурнейский подъярус, северный борт Прикаспийской впадины, массив Карачаганак, скважина 21 (инт. 5097–5103 м, обр. 8544) (из: Афанасьева, 2000, табл. 130, фиг. 24–28):  $a-\partial$  – Entactiniidae gen. et sp. indet. (штрих = 90 мкм): a – экз. ПИН, № 5507/00126;  $\delta$  – экз. ПИН, № 5507/00206; e – экз. ПИН, № 5507/00210; e – экз. ПИН, № 5507/00210; e – экз. ПИН, № 5507/00210; d – экз. ПИН, № 5507/00601, шлиф.

Изменение таксономического состава комплексов и прекрасная сохранность радиолярий позволяют установить в нижнетурнейских отложениях скв. Мелекесская-1 две сменяющие друг друга снизу вверх экозоны (рис. 3): Provisocyntra kononovae и Spongentactinia oraia, которые рассматриваются в объеме двух конодонтовых зон: Siphonodella duplicata и Siphonodella belkai.

#### Экозона Provisocyntra kononovae

Экозона Provisocyntra kononovae представлена 18 видами радиолярий (рис. 5; 6, фиг. 15–32). Она характеризуется численным преобладанием своеобразного вида Provisocyntra kononovae Afanasieva, 2022, характерного только для нижней части разреза золотоозерской свиты. Экозона рассматривается в объеме конодонтовой зоны Siphonodella duplicata.

Ассоциация радиолярий отличается ярким доминированием сферических пористых Sphaerellaria (55.6%), насчитывающих 10 видов (рис. 6, фиг. 15–24): Borisella cf. bykovae Afanasieva, 2000, Duplexia cf. foremanae (Ormiston et Lane, 1976), Entactinia vulgaris Won, 1983, E. mariannae Afanasieva et Amon, 2017, E. zaitsevae Afanasieva, 2023, Radiobisphaera cf. nazaroviana Won, 1997, R. sp. F, Triaenosphaera fortunatovae Afanasieva, 2023, T. sicarius Deflandre, 1973, T. spiroacus Afanasieva, 2023.

Сетчато-губчатые Spumellaria (38.9%) представлены семью видами и играют второстепенную роль в ассоциации радиолярий (рис. 6, фиг. 25–31): Duodecimentactinia cf. ampla Won, 1997, Provisocyntra magniporosa Afanasieva, 2022, P. cassicula Nazarov et Ormiston, 1987, P. valminazae Afanasieva, 2022, P. grandis Afanasieva, 2022, P. kononovae Afanasieva, 2022, Spongentactinia cf. diplostraca (Foreman, 1963).

Среди иглистых Aculearia определен только один вид Ceratoikiscum cf. araneosum Afanasieva, 2000 (рис. 6, фиг. 32).

Система			Каменно	угольная		
Отдел	Нижний (Миссисипий)					
Ярус	Турнейский					
Подъярус			Них	кний		
Свита			Золото	озёрская		
Зоны конодонтов		Siphonodel	la duplicata		Siphonod	ella belkai
Экозоны радиолярий		Provisocyntra	a kononovae	8	Spongenta	ctinia oraia
Интервал (м)	1893.92 - 1888.25-   1893.3 1887.5		1883.2	1883.2-1881.7		
Радиолярии Образец	6989	6956	6928	6925	6916	6914
Entactinia vulgaris Won, 1983					1	
Ceratoikiscum cf. araneosum Afanasieva, 2000					-	
Duodecimentactinia cf. ampla Won, 1997						
Provisocyntra kononovae Afanasieva, 2022						
Radiobisphaera cf. nazaroviana Won, 1997						
Radiobisphaera sp. F						
Spongentactinia cf. diplostraca (Foreman, 1963)						
Triaenosphaera sicarius Deflandre, 1973						
Entactinia zaitsevae Afanasieva, 2023						
Provisocyntra cassicula Nazarov et Ormiston, 1987						
Triaenosphaera fortunatovae Afanasieva, 2023						
Triaenosphaera spiroacus Afanasieva, 2023						
Entactinia mariannae Afanasieva et Amon, 2017						
Provisocyntra magniporosa Afanasieva, 2022						
Provisocyntra valminazae Afanasieva, 2022						
Provisocyntra grandis Afanasieva, 2022					-	
Borisella cf. bykovae Afanasieva, 2000						
Duplexia cf. foremanae (Ormiston et Lane, 1976)						
Adamasirad cathedrarius Afanasieva, 2000						
Nestelliana grassiclatrata Afanasieva, 2022						
Nestelliana glomerosa Afanasieva, 2022						
Spinoalius melekessensis Afanasieva, 2019						
Spongentactinia altasulcata (Won, 1983)						
Spongentactinia oraia Afanasieva, 2023						
Entactinia parapycnoclada Nazarov et Ormiston, 1985						

**Рис. 5.** Распространение радиолярий в нижнетурнейских отложениях золотоозерской свиты скв. Мелекесская-1 (по М.С. Афанасьевой из: Фортунатова и др., 2023, рис. 68 с изменением и дополнением). Цветом выделены интервалы распространения радиолярий в двух экозонах.



**Рис. 6.** Раннетурнейские радиолярии, Волго-Уральский регион, скв. Мелекесская-1, экозона Spongentactinia oraia (фиг. 1–14) и экозона Provisocyntra kononovae (фиг. 15–32) (по М.С. Афанасьевой из: Afanasieva et al., 2023, рис. 8, и Фортунатова и др., 2023, табл. 4 и 5, с изменениями и дополнением): 1 – Adamasirad cathedrarius Afanasieva, 2000 (штрих = 65 мкм); 2 – Nestelliana glomerosa Afanasieva, 2022 (68 мкм); 3 – N. grassiclatrata Afanasieva, 2022 (65 мкм); 4 – Provisocyntra cassicula Nazarov et Ormiston, 1987 (100 мкм); 5 – P. magniporosa Afanasieva, 2022 (85 мкм); 6 – P. valminazae Afanasieva, 2022 (135 мкм); 7 – Spongentactinia altasulcata (Won, 1983) (75 мкм); 8 – S. oraia Afanasieva, 2023 (128 мкм); 9 – Entactinia zaitsevae Afanasieva, 2023 (84 мкм); 10 – E. mariannae Afanasieva et Amon, 2017 (81 мкм); 11 – E. parapycnoclada Nazarov et Ormiston, 1985 (112 мкм); 12 – Triaenosphaera fortunatovae Afanasieva, 2023 (68 мкм); 3 – T. spiroacus Afanasieva, 2023 (76 мкм); 14 – Spinoalius melekessensis Afanasieva, 2019 (128 мкм); 15 – Borisella cf. bykovae Afanasieva, 2000 (85 мкм); 16 – Duplexia cf. foremanae (Ormiston et Lane, 1976) (78 мкм); 17 – Entactinia vulgaris Won, 1983 (112 мкм); 18 – E. mariannae Afanasieva, 2017 (73 мкм); 19 – E. zaitsevae Afanasieva, 2023 (73 мкм); 20 – Triaenosphaera fortunatovae Afanasieva, 2023 (76 мкм); 18 – E. mariannae Afanasieva et Amon, 2017 (73 мкм); 19 – E. zaitsevae Afanasieva, 2023 (73 мкм); 20 – Triaenosphaera fortunatovae Afanasieva, 2023 (76 мкм); 18 – E. mariannae Afanasieva et Amon, 2017 (73 мкм); 22 – T. spiroacus Afanasieva, 2023 (66 мкм); 23 – Radiobisphaera cf. nazaroviana Won, 1997 (81 мкм); 24 – R. sp. F (73 мкм); 25 – Duodecimentactinia cf. ampla Won, 1997 (87 мкм); 26 – Provisocyntra magniporosa Afanasieva, 2022 (150 мкм); 27 – P. cassicula Nazarov et Ormiston, 1987 (148 мкм); 28 – P. valminazae Afanasieva, 2022 (124 мкм); 29 – P. grandis Afanasieva, 2022 (235 мкм); 30 – P. kononovae Afanasieva, 2022 (64 мкм); 31 – Spongentactinia cf. diplostraca (Foreman, 19

#### Экозона Spongentactinia oraia

Экозона Spongentactinia oraia менее разнообразна и объединяет 14 видов (рис. 5; 6, фиг. 1–14). На основе распространения вида Spongentactinia oraia Afanasieva, 2023 только в верхней части разреза золотоозерской свиты экозона получила название Spongentactinia oraia и рассматривается в объеме конодонтовой зоны Siphonodella belkai.

Среди радиолярий экозоны доминируют сетчато-губчатые Spumellaria (57.1%), которые представлены восемью видами (рис. 6, фиг. 1—8): Adamasirad cathedrarius Afanasieva, 2000, Nestelliana glomerosa Afanasieva, 2022, N. grassiclatrata Afanasieva, 2022, Provisocyntra cassicula Nazarov et Ormiston, 1987, P. magniporosa Afanasieva, 2022, P. valminazae Afanasieva, 2022, Spongentactinia altasulcata (Won, 1983), S. oraia Afanasieva, 2023. Пористые Sphaerellaria насчитывают шесть видов (42.9%) и занимают подчиненное место в ассоциации (рис. 6, фиг. 9–14): Entactinia zaitsevae Afanasieva, 2023, E. mariannae Afanasieva et Amon, 2017, E. parapycnoclada Nazarov et Ormiston, 1985, Spinoalius melekessensis Afanasieva, 2019, Triaenosphaera fortunatovae Afanasieva, 2023, T. spiroacus Afanasieva, 2023.

#### Инверсия доминирующих морфотипов

Анализ видового состава радиолярий из нижней экозоны Provisocyntra kononovae и верхней экозоны Spongentactinia oraia выявил инверсию доминирующих морфотипов Sphaerellaria и Spumellaria, что указывает на изменение условий обитания в разных экологических зонах шельфа (рис. 7, A):



**Рис.** 7. Соотношение классов радиолярий в экозонах раннего турне нижнего карбона в скв. Мелекесская-1 (А) и кунгурского яруса нижней перми в разрезах Мечетлино и Алегазово (Б).

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024



**Рис. 8.** Распространение радиолярий в кунгурских отложениях нижней перми:  $a, \delta$  – Россия: (a) Южный Урал, р. Ай, разрез Алегазово (Когиг, Mostler, 1989; Амон, 1999; Amon, Chernykh, 2004; Афанасьева, 2023а; Afanasieva, 2023), ( $\delta$ ) Южный Урал, р. Юрюзань, разрез Мечетлино (Chernykh et al., 2022; Афанасьева, 2023а; Afanasieva, 2023); e – Италия, Сицилия (Catalano et al., 1989); e – США, Невада (Holdsworth, Jones, 1980);  $\partial$  – Япония, префектура Киото (Ishiga et al. 1982); e–n– Китай: (e) провинция Ляонин (Sheng, Wang, 1985), ( $\infty$ ) провинция Цзянсу (Sheng, Wang, 1985; Wang, 1993; Wang et al., 1994), ( $\beta$ ) провинция Аньхой (Wang, 1993; Wang et al., 1994), (u) провинция Цинхай (Zhao et al., 2016), ( $\kappa$ ) провинция Юньнань (Wang et al., 1994), (n) провинция Гуанси (Wang et al., 1994; Xian, Zhang, 1998; Zhang et al., 2010). Местонахождения радиолярий нанесены на адаптированную схему глобальной реконструкции континентов и океанов (Scotese, 2001).

 от более глубоководных условий с доминирующими видами пористых Sphaerellaria,

 к относительно мелководным обстановкам, в условиях которых преобладали сетчато-губчатые Spumellaria.

#### РАДИОЛЯРИИ КУНГУРА

Коцур (Kozur, 1980) впервые установил в отложениях иренского горизонта кунгурского яруса (рис. 1, I; 8, *a*) новый род и вид Ruzhencevispongus uralicus Kozur, 1980 (рис. 9, фиг. 1). Описание этого вида положило начало истории изучения кунгурских радиолярий.

Б.Б. Назаров и А. Ормистон (Nazarov, Ormiston, 1986) были первыми, кто установил монотаксонную ассоциацию радиолярий Ruzhencevispongus uralicus в объеме одного вида, но они рассматривали ее в пределах верхней части байгенджинского горизонта артинского яруса. Однако в статье Коцура (Kozur, 1980) конкретно указано местонахождение образца с радиоляриями из низов верхнекунгурских отложений (основание кошелевской свиты) на правобережье р. Ай у с. Алегазово (Мовшович и др., 1979; Kozur, 1980). Е.В. Мовшович и др. (1979) определили в образце из разреза Алегазово Neostreptognathodus реqоиреnsis Behnken, 1975. Этот вид конодонтов, по мнению В.В. Черныха (2006, с. 63), распространен в саргинском горизонте артинского яруса и саранинском и филипповском горизонтах кунгурского яруса. Так что ссылка Назарова и Ормистона (Nazarov, Ormiston, 1986) на артинский возраст отложений в 1980-е гг. в какой-то степени была правомерной.

Вместе с тем, в других работах Назаров и Ормистон (Nazarov, Ormiston, 1985; 1993; Назаров, 1988; Назаров, Ормистон, 1990) ассоциацию радиолярий Ruzhencevispongus uralicus больше не рассматривали и не упоминали.

Позже, вероятно, именно в этом местонахождении у с. Алегазово на правобережье р. Ай из отложений иренского горизонта Черных (2006, с. 61) установил новый вид конодонтов Neostreptognathodus imperfectus Chernykh, 2006. Используя новый вид, он выделил в этом горизонте одноименную зону (Черных, 2006, с. 25) (рис. 10).



Рис. 9. Кунгурские радиолярии Южного Урала из разреза Алегазово, экозона Alexialeks uralicus-Octatormentum permiсит (фиг. 1–9) и разреза Мечетлино, экозона Astroentactinia mirifica (фиг. 10–25): 1 – Ruzhencevispongus uralicus Kozur, 1980 (штрих = 58 мкм); 2 – Copicyntra ruzhencevi ruzhencevi Kozur et Mostler, 1989 (50 мкм); 3 – C. fragilispinosa Kozur et Mostler, 1989 (50 мкм); 4 – C. ruzhencevi gracilispinosa Kozur et Mostler, 1989 (50 мкм); 5 – Copiellintra oviformis (Kozur et Mostler, 1989) (50 мкм); 6 – Octatormentum permicum (Kozur et Mostler, 1989) (50 мкм); 7 – Alexialeks distinctus Afanasieva, 2023 (58 мкм); 8 – A. alius Afanasieva, 2023 (75 мкм); 9 – A. uralicus (Kozur et Mostler, 1989) (50 мкм); 10 – Apophysiacus sakmaraensis (Kozur et Mostler, 1989) (90 мкм); 11 – Astroentactinia mirifica Afanasieva, 2023 (100 мкм); 12 – A. inscita Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986 (78 мкм); 13 – Borisella sP. K (77 мкм); 14 – Helioentactinia parvispina Afanasieva, 2023 (100 мкм); 15 – H. venusta Afanasieva, 2023 (122 мкм); 16 – Alexialeks distinctus Afanasieva, 2023 (99 мкм); 17 – Entactinia mariannae Afanasieva et Amon, 2017 (78 мкм); 18 – E. meyeni (Kozur et Mostler, 1989) (109 мкм); 19 – Pluristratoentactinia sp. L (77 мкм); 20 – Copicyntra ruzhencevi gracilispinosa Kozur et Mostler, 1989 (78 мкм); 21 – Tetragregnon sp. A (122 мкм); 22 – T. vimineum Amon, Braun et Chuvashov, 1990 (120 мкм); 23 – Quadriremis nevadensis Nazarov et Ormiston, 1989 (133 мкм); 24 – Latentibifistula triacanthophora Nazarov et Ormiston, 1983 (263 мкм); 25 – Ormistonella gliptoacus (Nazarov et Ormiston, 1985) (149 мкм). Обозначение: вертикальной штриховкой отмечено отсутствие радиолярий.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ Nº 2 2024 В 1989 г. Коцур и Мостлер (Коzur, Mostler, 1989) в отложениях иренского горизонта в разрезе Алегазово (рис. 1, I; 8, *a*) установили и описали очень интересный и своеобразный комплекс радиолярий прекрасной сохранности (рис. 9, фиг. 1—9). К сожалению, этот уникальный комплекс радиолярий кунгура был несправедливо и незаслуженно проигнорирован.

Э.О. Амон (Амон, 1999) установил в разрезе иренского горизонта на р. Ай у с. Алегазово монотаксонный комплекс радиолярий в ранге "слоев с фауной" (рис. 10), основанный на присутствии только одного вида Ruzhencevispongus uralicus, описанного в статье Коцура (Kozur, 1980). Однако, к сожалению, Амон в своих работах (Амон, 1999; Amon, Chernykh, 2004) не сослался на статью Назарова и Ормистона (Nazarov, Ormiston, 1986), которые уже установили монотаксонную ассоциацию Ruzhencevispongus uralicus, и не проанализировал великолепный комплекс радиолярий кунгура, описанный Коцуром и Мостлером (Kozur, Mostler, 1989).

В настоящее время в научной литературе прочно закрепилось представление о присутствии среди биостратонов радиолярий перми двух одноименных зон, отличающихся пространственно-временной приуроченностью и таксономическим составом комплексов:

• монотаксонный комплекс радиолярий Ruzhencevispongus uralicus из отложений иренского горизонта кунгурского яруса Южного Урала (Амон, 1999; Amon, Chernykh, 2004); • ассоциация Follicucullus scholasticus – Ruzhencevispongus uralicus, установленная среди платформенных фаций формации Гуфэн в нижней части маокуйского яруса средней перми Южного Китая (Kuwahara et al. 2007; Aitchison et al., 2017; Nestell et al., 2019).

Дж. Шен и Ю. Цзин (Sheng, Jin, 1994) установили в Южном Китае два яруса: луодианский и сианбоанский в составе чисянского подотдела (рис. 11), который коррелируется с кунгурским ярусом (Henderson, Shen, 2020). В рамках чисянского подотдела выявлено три зоны радиолярий (снизу вверх) (рис. 11): Albaillella xiaodongensis, Albaillella sinuata и Pseudoalbaillella ishigai (Wang et al., 1994; Jin et al., 1999; Wang, Yang, 2007, 2011; Zhao et al., 2016).

В Юго-Западной Японии в этом интервале также установлены три зоны радиолярий (снизу вверх) (рис. 11): Pseudoalbaillella scalprata, Albaillella sinuata и Pseudoalbaillella longtanensis (Ishiga, 1986, 1990; Yao, Kuwahara, 2004; Shimakawa, Yao, 2006).

Ю. Ван и К. Ян (Wang, Yang, 2007, 2011), а также Ч. Чжао с коллегами (Zhao et. al., 2016) осуществили корреляцию радиоляриевых зон Южного Китая и Юго-Западной Японии (рис. 11).

#### Радиолярии кунгура Южного Урала

Кунгурские радиолярии Южного Урала уникальны (рис. 9). В настоящее время нигде в мире больше не наблюдается такое биоразнообразие сферических таксонов кунгурских радиолярий при полном отсутствии билатерально-симметричных Albaillellaria.

істема )тдел		Ярус ризонт	Apyc	ризонт	Черных, 2006, 2016	Амон, 1999; Amon and Chernykh, 2004	Afanasieva, 2023		
CE			Гο	Зоны конодонтов	Экозоны р	адиолярий			
	Приуральский					Иренский	Neostreptognathodus imperfectus	Ruzhencevispongus uralicus	Alexialeks uralicus – Octatormentum permicum
Пермская		Кунгурский	Филипповский	Neostreptognathodus clinei					
		Ι		Саранинский	Neostreptognathodus pnevi		Astroentactinia mirifica		

Рис. 10. Радиоляриевые экозоны кунгурского яруса Южного Урала России.



Рис. 11. Радиоляриевые зоны кунгурского яруса Южного Китая и Юго-Западной Японии.

Радиолярии кунгура Южного Урала известны из двух местонахождений (рис. 1, I и II):

(1) иренский горизонт, разрез Алегазово на р. Ай (Kozur, Mostler, 1989);

(2) саранинский горизонт, разрез Мечетлино на правом берегу р. Юрюзань (Афанасьева, 2023а; Afanasieva, 2023).

Изменение таксономического состава ассоциаций радиолярий в отложениях разрезов Алегазово и Мечетлино позволило установить две экозоны (рис. 10, 12): Astroentactinia mirifica для саранинского горизонта и Alexialeks uralicus – Octatormentum permicum для иренского горизонта (Afanasieva, 2023).

#### Экозона Astroentactinia mirifica

Исследование радиолярий ИЗ разреза Мечетлино выявило в основании кунгурского яруса (слой 12) разнообразную ассоциацию радиолярий, представленную 16 видами (рис. 9, фиг. 10-25) (Afanasieva, 2023). Экозона характеризуется численным преобладанием вида Astroentactinia mirifica Afanasieva, 2023 в отложениях саранинского горизонта. Она получила свое название на основе максимума частоты встречаемости вида A. mirifica в данном биостратиграфическом интервале. Эта экозона рассматривается в объеме конодонтовой зоны Neostreptognathodus pnevi (рис. 12).

Ассоциация радиолярий, установленная в основании кунгурского яруса разреза Мечетлино, отличается ярким доминированием сферических пористых Sphaerellaria (56.3%), насчитывающих девять видов (рис. 9, фиг. 10–18): Alexialeks distinctus Afanasieva, 2023, Apophysiacus sakmaraensis (Kozur et Mostler, 1989), Astroentactinia mirifica Afanasieva, 2023, A. inscita Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, Borisella sp. K, Entactinia mariannae Afanasieva et Amon, 2017, E. meyeni (Kozur et Mostler, 1989), Helioentactinia parvispina Afanasieva, 2023, H. venusta Afanasieva, 2023.

Сетчато-губчатые Spumellaria угнетены (25%) и представлены только четырьмя видами (рис. 9, фиг. 19–22): Copicyntra ruzhencevi gracilispinosa Kozur et Mostler, 1989, Pluristratoentactinia sp. L, Tetragregnon sp. A, T. vimineum Amon, Braun et Chuvashov, 1990.

Представители Stauraxonaria (18.7%) объединяют всего лишь три вида (рис. 9, фиг. 23–25): Latentibifistula triacanthophora Nazarov et Ormiston, 1983, Ormistonella gliptoacus (Nazarov et Ormiston, 1985) и Quadriremis nevadensis Nazarov et Ormiston, 1989.

#### Экозона Alexialeks uralicus – Octatormentum permicum

Комплекс самых молодых радиолярий палеозоя на Южном Урале из разреза Алегазово объединяет девять видов (рис. 9, фиг. 1–9) (Afanasie-

Система	Пермская		
Отдел	Нижний		
Ярус	Кунгурский		
Горизонт	Саранинский	Филипповский	Иренский
	Neostreptognathodus	Neostrepto-	Neostreptognathodus
ЗОНЫ КОНОДОНТОВ	pnevi	gnathodus clinei	imperfectus
Экозоны радиолярий	Astroentactinia mirifica	_	Alexialeks uralicus – Octatormentum permicum
Радиолярии Местонахождение	1	_	2
Apophysiacus sakmaraensis (Kozur et Mostler, 1989)			
Astroentactinia inscita Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986			
Astroentactinia mirifica Afanasieva, 2023			
Borisella sp. K			
Entactinia mariannae Afanasieva et Amon, 2017			
Entactinia meyeni (Kozur et Mostler, 1989)			
Helioentactinia parvispina Afanasieva, 2023			
Helioentactinia venusta Afanasieva, 2023			
Latentibifistula triacanthophora Nazarov et Ormiston, 1983			
Ormistonella gliptoaca (Nazarov et Ormiston, 1985)			
Pluristratoentactinia sp. L			
Quadriremis nevadensis Nazarov et Ormiston, 1989			
Tetragregnon sp. A			
Tetragregnon vimineum Amon, Braun et Chuvashov, 1990			
Alexialeks distinctus Afanasieva, 2023			
Copicyntra ruzhencevi gracilispinosa Kozur et Mostler, 1989			
Alexialeks alius Afanasieva, 2023			
Alexialeks uralicus (Kozur et Mostler, 1989)			
Copicyntra fragilispinosa Kozur et Mostler, 1989			
Copicyntra ruzhencevi ruzhencevi Kozur et Mostler, 1989			
Copiellintra oviformis (Kozur et Mostler, 1989)			
Octatormentum permicum (Kozur et Mostler, 1989)			
Ruzhencevispongus uralicus Kozur, 1980			

Рис. 12. Распространение радиолярий в кунгурских отложениях Южного Урала: 1 – р. Юрюзань, разрез Мечетлино (Афанасьева, 2023а; Afanasieva, 2023); 2 – р. Ай, разрез Алегазово (Kozur, 1980; Kozur, Mostler, 1989; Афанасьева, 2023а; Afanasieva, 2023). Знаками 2 и п – отмечены интервалы отсутствия информации о радиоляриях. Цветом выделены интервалы распространения радиолярий в двух экозонах.

va, 2023). На основе численного преобладания видов Alexialeks uralicus (Kozur et Mostler, 1989) и Octatormentum permicum (Kozur et Mostler, 1989), характерных только для отложений иренского горизонта, экозона получила свое название и рассматривается в объеме конодонтовой зоны Neostreptognathodus imperfectus (рис. 12).

Среди радиолярий доминируют сферические сетчато-губчатые Spumellaria (55.6%), представленные пятью видами (рис. 9, фиг. 2–6): Copicyntra fragilispinosa Kozur et Mostler, 1989, C. ruzhencevi ruzhencevi Kozur et Mostler, 1989, C. ruzhencevi gracilispinosa Kozur et Mostler, 1989, Copiellintra oviformis (Kozur et Mostler, 1989) и Octatormentum permicum (Kozur et Mostler, 1989).

Сферические пористые Sphaerellaria объединяют три вида и занимают подчиненное место в ассоциации (33.3%) (рис. 9, фиг. 7–9): Alexialeks distinctus Afanasieva, 2023, A. alius Afanasieva, 2023 и A. uralicus (Kozur et Mostler, 1989). Радиолярии из класса Stauraxonaria представлены только одним видом Ruzhencevispongus uralicus Kozur, 1980 (11.1%) (рис. 9, фиг. 1).

#### Инверсия доминирующих морфотипов

Кунгурский век, как правило, характеризуется относительно низким уровнем моря (Henderson, Shen, 2020). В кунгурском веке Южного Урала постепенно исчезает доминирование богатой морской биоты артинского века. Анализ разнообразных окаменелостей из артинских и кунгурских отложений разреза Мечетлино позволил проследить смену глубоководной морской обстановки конца артинского века более мелководными условиями в начале кунгурского века (Черных и др., 2018).

Исследование ассоциации радиолярий из саранинского горизонта кунгура в разрезе Мечетлино и сравнение ее с более молодым комплексом радиолярий из иренского горизонта разреза Алегазово подтверждает гипотезу о наступлении более мелководных морских условий в начале кунгурского века. Кроме того, анализ изменения видового состава комплексов радиолярий из отложений саранинского и иренского горизонтов позволил выявить в ассоциациях радиолярий инверсию доминирующих морфотипов Sphaerellaria и Spumellaria. Это позволяет допустить возможность изменения условий обитания радиолярий в разных экологических частях шельфа (рис. 7, Б):

 от относительно более глубоководных в саранинское время (разрез Мечетлино), характеризующихся доминированием пористых морфотипов Sphaerellaria,

 до менее глубоководных в иренское время (разрез Алегазово), отличающихся преобладанием сетчато-губчатых морфотипов Spumellaria.

#### БИОРАЗНООБРАЗИЕ РАДИОЛЯРИЕВЫХ СООБЩЕСТВ И УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ

Экологические условия обитания влияют на богатство и разнообразие радиоляриевых ассоциаций, которые связаны с приуроченностью к разным глубинам морей и океанов. Имеющиеся данные позволяют предположить существование морских и океанических ассоциаций радиолярий. Они различаются как по видовому составу и характеру морфологических особенностей скелетов, так и по количественному соотношению таксонов высокого ранга (классов) (Кругликова, 1981, 1984, 1990: Афанасьева, 2000). В связи с этим таксономические различия между комплексами радиолярий из разрезов одного возраста зависели от условий осадконакопления и, особенно, от глубин бассейнов (Петрушевская, 1986; Афанасьева и др., 2005; Xiao et al., 2021).

## Вертикальное распределение радиолярий в водах палеобассейнов

Коцур (Коzur, 1993) впервые предложил ранжирование глубины вертикального распределения радиолярий в водах палеоокеанов на примере богатой фауны радиолярий поздней перми Сицилии. Последующие статистические исследования разных ученых (Kuwahara et al., 2005; He et al., 2008, 2011; Feng, Algeo, 2014; Xiao et al., 2017, 2021) подтвердили концепцию Коцура (Kozur, 1993) о влиянии глубины прижизненного обитания на доминирование высоких таксонов в ассоциациях пермских радиолярий.

Согласно результатам исследований Коцура (Kozur, 1993) и более поздним изысканиям многих исследователей (Kuwahara et al., 2005; He et al., 2008, 2011; Feng, Algeo, 2014; Xiao et al., 2017, 2021), характерными интервалами обитания пермских радиолярий являются, преимущественно, следующие водные толщи:

(1) сферические сетчато-губчатые Spumellaria встречаются в основном на мелководье, на глубинах до 60 м;

(2) сферические пористые Sphaerellaria и ставраксонные Latentifistularia с длинными лучами-руками осваивали глубины 60–200 м;

(3) билатерально-симметричные Albaillellaria предпочитали глубокие воды (более 200 м) открытого океана и обитали, в основном, на глубинах 500–600 м.

#### Танато-, тафо- и ориктоценозы радиолярий

Танато- и тафоценозы радиолярий могут образовываться во всех зонах морей и океанов и потенциально могут содержать все таксоны радиолярий, обитавших во всем объеме водной толщи вне зависимости от глубины палеобассейна (рис. 13). В формировании танато- и тафоценозов радиолярий основное участие принимают популяции из тех биотопов, которые располагаются в интервале глубин до 500—600 м. При этом собственно глубина бассейна в данном районе значения не имеет. Таким образом, основной "радиоляриевый дождь" приходит из водной толщи, не превышающей 500—600 м (Афанасьева и др., 2005; Afanasieva et al., 2005).

Вместе с тем следует помнить, что далеко не все радиолярии имели возможность перейти из живого биоценоза в танато-, тафо- и ориктоценоз. Максимальная концентрация скелетов радиолярий в современных донных осадках по данным М.Г. Петрушевской (1981, 1986) составляет 10–30%. По оценке П. Де Вевера с коллегами (De Wever et al., 1994, 2001), не более 30–50% раковин от общей продукции популяций радиолярий в водном столбе достигает океанического (морского) дна.

Кроме того, еще в 1986 г. Петрушевская обратила внимание на закономерность перехода радиолярий сначала в осадок, а затем в литифицированные отложения (Петрушевская, 1986, с. 73): "после диагенеза, когда аморфный кремнезем кристаллизуется, целых скелетов радиолярий остается сравнительно немного, вероятно, в десятки раз меньше, чем было в рыхлом осадке", т.е. около 1–3–5%.

#### Сохранность и разрушение скелетов радиолярий

Переход живых организмов в ископаемое состояние представляет собой непрерывный про-



**Рис.** 13. Распределение радиолярий в водной толще и осадке: переход из биоценоза в тафоценоз и ориктоценоз. Обозначения: 1–4 – доминантные обитатели водных толщ на разных глубинах: (1) – Spumellaria, (2) – Sphaerellaria, (3) – Stauraxonaria, (4) – Albaillellaria; 5–8 – таксоны тафо- и ориктоценозов из вышерасположенных водных слоев, которые устояли от растворения: (5) – Spumellaria, (6) – Sphaerellaria, (7) – Stauraxonaria, (8) – Albaillellaria; 9 – ориктоценозы.

цесс преобразования скелетов, зависящий от геологической обстановки. Скелеты радиолярий начинают растворяться сразу же после гибели организма, которая сопровождается распадом цитоплазмы клетки и изменением защищающей органической матрицы скелета. Сохранность и разрушение скелетов радиолярий связаны с изменением в процессе фоссилизации характера взаимоотношений органического и минерального компонентов скелета (Голубев, 1981, 1984, 1987; Bjørklund, Goll, 1986; Афанасьева, 1990, 2000).

После смерти организма и распада цитоплазмы клетки нефоссилизированные скелеты радиолярий сохраняли свою форму только благодаря "цементации" глобул кремнезема органическими ламеллами остаточной органической матрицы, которые препятствовали контакту и слиянию соседних минеральных единиц.

Постепенное преобразование органической матрицы скелета сопровождалось, с одной сто-

роны, ее полной деструкцией и, как следствие, распадением скелетов на отдельные структурные элементы, а с другой – дублением органических ламелл остаточной органической матрицы, увеличивающим прочность скелета (Голубев, 1981, 1984, 1987; Афанасьева, 1990, 2000). Относительное содержание органической матрицы в скелетах живых организмов достигает 20–30%, что препятствует контакту и слиянию соседних минеральных единиц. В фоссилизированном скелете содержание остаточной органической матрицы не превышает 1% (Голубев, 1981, 1984, 1987).

Таким образом, на избирательную сохранность радиолярий влияет фактор перехода организма из водной среды в донный осадок и дальнейшее преобразование скелета в процессе литогенеза: (1) сначала в составе донных осадков на стадии седиментогенеза, (2) затем в литифицированных отложениях периода диагенеза, (3) и вплоть до физико-химически измененных пород на стадии катагенеза (Голубев, 1981, 1987; Вассоевич, 1986, 1990; Кеннетт, 1987; Афанасьева, 1990, 2000).

#### Отличие морских и океанских ассоциаций радиолярий

Анализ таксономического состава радиолярий карбона и перми из разных регионов Земли показал отличие морских и океанских ассоциаций радиолярий. Например, в достоверных раннетурнейских глубоководных палеобассейнах Оклахомы доминировали билатерально-симметричные Albaillellaria и радиолярии с пиломом (Cheng, 1986; Schwartzapfel, Holdsworth, 1996). В глубоководных палеобассейнах Китая и Японии в поздней перми также доминировали билатерально-симметричные Albaillellaria (Киwahara et al., 2005; He et al., 2008, 2011; Feng, Algeo, 2014; Xiao et al., 2017, 2021).

Богатство и разнообразие раннетурнейских и кунгурских ассоциаций радиолярий Уральского палеоморя были обусловлены экологическими условиями морского шельфа, в водах которого, в целом, преобладали сферические таксоны Sphaerellaria и Spumellaria. При этом следует отметить, что среди ассоциаций радиолярий раннего турне и кунгура наблюдается изменение во времени таксономического состава экозон и инверсия доминирующих пористых и губчато-сетчатых высоких таксонов: классов Sphaerellaria и Spumellaria.

Это дает основание предполагать возможность изменения условий обитания радиолярий в разных экологических частях шельфа (рис. 7, А, Б):

• относительно более глубоководные водные толщи характеризуются доминированием пористых морфотипов Sphaerellaria: начало раннего турне (экозона Provisocyntra kononovae, скважина Мелекесская-1) и саранинское время кунгурского века (экозона Astroentactinia mirifica, разрез Мечетлино);

• менее глубоководные части шельфа отличаются преобладанием губчато-сетчатых морфотипов Spumellaria: конец раннего турне (экозона Spongentactinia oraia, скважина Мелекесская-1) и иренское время кунгурского века (экозона Alexialeks uralicus—Octatormentum permicum, разрез Алегазово).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экологические условия обитания влияют на богатство и разнообразие радиоляриевых ассо-

циаций, которые связаны с приуроченностью к морским или океаническим акваториям. Они различаются как по видовому составу и характеру морфологических особенностей скелетов, так и по количественному соотношению таксонов высокого ранга (классов).

Использование относительного соотношения таксонов высокого ранга на уровне классов в качестве индикатора изменения условий палеосреды представляет собой методологический подход для решения вопросов биоразнообразия и палеоэкологии радиолярий.

Существуют важные морфологические отличия доминирующих высоких таксонов (классов) радиолярий, обитавших на разных глубинах: (1) комплексы из глубоководных отложений палеоокеанов, (2) комплексы из относительно мелководных отложений шельфа палеоморей.

Характерными интервалами обитания пермских радиолярий являются, преимущественно, следующие водные толщи (Kozur, 1993) (рис. 13):

(1) сферические сетчато-губчатые Spumellaria встречаются, в основном, на мелководье, на глубинах до 60 м;

(2) сферические пористые Sphaerellaria и ставраксонные Latentifistularia с длинными лучами-руками осваивали глубины 60–200 м;

(3) билатерально-симметричные Albaillellaria предпочитали глубокие воды (более 200 м) открытого океана и обитали, в основном, на глубинах 500–600 м.

В палеоморях карбона и перми билатерально-симметричные Albaillellaria практически не известны. Здесь доминировали сферические Spumellaria и Sphaerellaria.

В условиях шельфа палеоморей отмечена "конкуренция" между радиоляриями с пористым скелетом из класса Sphaerellaria и радиоляриями с сетчато-губчатым скелетом из класса Spumellaria.

На избирательную сохранность радиолярий влияет фактор перехода живого организма из водной среды в донный осадок и дальнейшее преобразование скелета в процессе литогенеза (Голубев, 1981, 1984, 1987; Петрушевская, 1981, 1986; Bjørklund, Goll, 1986; Афанасьева, 1990, 2000; De Wever et al., 1994, 2001):

• опаловые скелеты радиолярий начинают растворяться сразу же после гибели организма;

• в современных океанах не более 10-30-50% скелетов радиолярий достигают дна;

• в породе остается в десятки раз меньше радиолярий, чем их было в рыхлом осадке, т.е. менее 5%.

Анализ изменения во времени видового состава комплексов радиолярий из отложений раннего турне и кунгура Уральского палеоморя выявил в ассоциациях радиолярий инверсию доминирующих морфотипов Sphaerellaria и Spumellaria. Это позволяет допустить возможность изменения условий обитания радиолярий в разных экологических частях шельфа (рис. 7, А, Б): от относительно более глубоководных, характеризующихся доминированием пористых морфотипов Sphaerellaria, до менее глубоководных, отличающихся преобладанием сетчато-губчатых морфотипов Spumellaria.

Изменение таксономического состава радиолярий и инверсия доминирующих морфотипов Sphaerellaria и Spumellaria в сменяющих друг друга экозонах радиолярий раннего турне и кунгура Уральского палеоморя (рис. 7, А, Б) подтверждают концепцию Коцура (Kozur, 1993) и многих других исследователей (Kuwahara et al., 2005; He et al., 2008, 2011; Feng, Algeo, 2014; Xiao et al., 2017, 2021) о влиянии глубины прижизненного обитания на приоритетное доминирование высоких таксонов в ассоциациях.

\* \* \*

Автор приносит свою искреннюю благодарность А.С. Алексееву (МГУ, ПИН РАН), Г.П. Нестелл (Техасский ун-т, Арлингтон, США) и В.С. Вишневской (ГИН РАН) за ценные советы и конструктивные рекомендации; В.В. Черныху (ИГГ УрО РАН) и Л.И. Кононовой (МГУ) за консультации относительно возраста вмещающих пород; Г.М. Сунгатуллиной и Р.Х. Сунгатуллину (КФУ) за любезно предоставленный фотоматериал по радиоляриям из отложений саранинского горизонта нижнего кунгура (нижняя пермь) разреза Мечетлино; Л.И. Кононовой, В.М. Назаровой (МГУ), Е.Л. Зайцевой (МГУ, ВНИГНИ) и Н.К. Фортунатовой (ВНИГНИ) за предоставленный фотоматериал по радиоляриям нижнего турне (нижний карбон) скв. Мелекесской-1 Волго-Уральского бассейна; Б.М. Галиуллину (КФУ) и В.М. Назаровой (МГУ) за фотографирование радиолярий на растровом электронном микроскопе; М.К. Нестелл (Техасский ун-т, Арлингтон, США) за помощь при переводе на английский язык; А.Ф. Банникову и М.А. Кнорре (ПИН РАН) за ценные советы и помощь при подготовке статьи к печати.

Авторские права на фотографии радиолярий, восстановленные из работ Коzur, 1980 и Коzur, Mostler, 1989 принадлежат "©Universität Innsbruck, Institut für Geologie" и используются с любезного разрешения Prof. Dr. Diethard Sanders.

Работа выполнена в рамках бюджетной программы (государственного задания) ПИН РАН.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А.С. Каменноугольная система. Состояние изученности стратиграфии докембрия и фанерозоя России. Задачи дальнейших исследований // Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 38. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2008. С. 61–68.

Алексеев А.С., Горева Н.В., Коссовая О.Л. Общая стратиграфическая шкала каменноугольной системы России и ее соотношение с международной шкалой // Стратиграфия осадочных образований верхнего протерозоя и фанерозоя. Матер. междунар. науч. конф. (Киев, 23–26 сентября 2013 г.). Киев: LAT&K, 2013. С. 11–13.

Амон Э.О. Зональная радиоляриевая шкала карбона и нижней перми Урала и Предуралья // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Вып. 2. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. С. 85–124.

Афанасьева М.С. Позднепалеозойские радиолярии месторождения Карачаганак и их фациальная приуроченность // Стратиграфия и палеонтология Прикаспийской впадины / Ред. Ильин В.Д., Замилацкая Т.К. М.: ВНИГНИ, 1987. С. 26–47.

*Афанасьева М.С.* Ультраструктура и вторичные изменения раковин радиолярий // Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 28–38.

Афанасьева М.С. Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный мир, 2000. 480 с.

*Афанасьева М.С.* Новые род Nestelliana gen. nov. и новые виды радиолярий позднего девона Полярного Урала и раннего карбона Волго-Уральского бассейна России // Палеонтол. журн. 2022а. № 1. С. 20–26.

*Афанасьева М.С.* Новое семейство радиолярий позднего палеозоя Provisocyntridae fam. nov. // Палеонтол. журн. 2022б. № 2. С. 9–20.

*Афанасьева М.С.* Новый род Alexialeks gen. nov. и новые виды радиолярий ранней перми Южного Урала России // Палеонтол. журн. 2023а. № 1. С. 13–31.

*Афанасьева М.С.* Новые виды радиолярий из нижнего карбона Волго-Уральского бассейна и верхнего карбона Южного Урала, Россия // Палеонтол. журн. 2023б. № 4. С. 3–13.

*Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Радиолярии. М.: ПИН РАН, 2006. 320 с.

Афанасьева М.С., Амон Э.О., Болтовской Д.С. Экология и биогеография радиолярий: новый взгляд на проблему. Часть 1. Экология и тафономия // Литосфера. 2005. № 3. С. 31–56.

18

Афанасьева М.С., Кононова Л.И. Радиолярии и конодонты позднего турне Оренбургского Предуралья России // Типовые разрезы карбона России и потенциальные глобальные стратотипы. Южноуральская сессия. Матер. междунар. полевого совещ. Уфа-Сибай, 13–18 августа 2009 г. Уфа: DesignPolygraphService Ltd., 2009. С. 183–187.

Афанасьева М.С., Кононова Л.И. О радиоляриях и конодонтах нижнего карбона Волго-Уральского бассейна (Мелекесская скв. 1) // Теоретические и прикладные аспекты палеонтологии. Матер. LXVII сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картфабрика ВСЕ-ГЕИ, 2021. С. 9–10.

*Вассоевич Н.Б.* Избранные труды. Геохимия органического вещества и происхождение нефти. М.: Наука, 1986. 368 с.

*Вассоевич Н.Б.* Избранные труды. Литология и нефтегазоносность. М.: Наука, 1990. 264 с.

*Голубев С.Н.* Реальные кристаллы в скелетах кокколитофорид. М.: Наука, 1981. 164 с.

*Голубев С.Н.* Кристаллофизические механизмы фоссилизации скелетных остатков // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1984. № 3. С. 91–97.

*Голубев С.Н.* Минеральные кристаллы внутри организмов и их роль в происхождении жизни // Журн. общ. биол. 1987. Т. 48. № 6. С. 784–806.

*Кеннетт Дж.* Морская геология. Т. 2. М.: Мир, 1987. 384 с.

*Кругликова С.Б.* Некоторые черты экологии и распространениясовременныхикайнозойскихрадиолярий// Систематика, эволюция и стратиграфическое значение радиолярий. М.: Наука, 1981. С. 118–139 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 226).

*Кругликова С.Б.* Палеоэкологические реконструкции на основании изучения радиолярий // Морфология, экология и эволюция радиолярий. Л.: Наука, 1984. С. 41–53.

*Кругликова С.Б.* Радиолярии как показатели некоторых факторов палеосреды // Радиолярии в биостратиграфии. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 92–106.

*Кругликова С.Б.* Структура ассоциаций радиолярий– полицистин на видовом и надвидовом уровне и палеосреда // Современный и ископаемый микропланктон Мирового океана. М.: Наука, 1995. С. 76–89.

*Кругликова С.Б.* Радиолярии-Polycystina из донных отложений Мирового океана как биоиндикаторы изменений окружающей среды. М.: ГЕОС, 2013. 231 с.

Мовшович Е.В., Коцур Х., Павлов А.М. и др. Комплексы конодонтов нижней перми Приуралья и проблемы корреляции нижнепермских отложений // Конодонты Урала и их стратиграфическое значение. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 94–131.

*Назаров Б.Б.* Радиолярии палеозоя. Л.: Недра, 1988. 232 с. (Практическое руководство по микрофауне СССР. Справочник для палеонтологов и геологов. Т. 2). *Назаров Б.Б., Ормистон А.Р.* Биостратиграфический потенциал радиолярий палеозоя // Радиолярии в биостратиграфии. Сб. научных трудов. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 3–25.

Петрушевская М.Г. Радиолярии отряда Nassellaria Мирового океана. Л.: ЗИН АН СССР, 1981. 406 с. (Определитель по фауне СССР. Вып. 128).

*Петрушевская М.Г.* Радиоляриевый анализ. Л.: Наука, 1986. 200 с.

Стратиграфический кодекс России. Изд. третье. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2019. 96 с.

Фортунатова Н.К., Зайцева Е.Л., Бушуева М.А. и др. Стратиграфия нижнего карбона Волго-Уральского субрегиона (материалы к актуализации стратиграфической схемы). М.: ВНИГНИ, 2023. 288 с.

*Черных В.В.* Нижнепермские конодонты Урала. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2006. 130 с.

*Черных В.В.* Основы зональной биохронологии. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2016. 268 с.

Черных В.В., Котляр Г.В., Кутыгин Р.В. и др. Геологический разрез Мечетлино (Южный Урал). Палеонтологическая характеристика // Геол. вестник. 2018. № 1. С. 119–137.

*Afanasieva M.S.* Kungurian (Lower Permian) radiolarians of the South Urals, Russia // Paleontol. J. 2023. V. 57. № 7. P. 715–743.

*Afanasieva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S.* Radiolarians in the geological record // Paleontol. J. 2005. V. 39. Suppl. 3. P. S135–S392.

*Afanasieva M.S., Kononova L.I.* Upper Tournaisian radiolarians and conodonts from the Orenburg Region, Russia // The 12th Meeting of the Intern. Assoc. of Radiolarian Paleontologists: Radiolarians through Time. Programme and Abstracts / Eds. Luo H., Aitchison J.C., Yang Q. et al. Nanjing, 2009. P. 11–12.

*Afanasieva M.S., Kononova L.I., Zaitseva E.L., Baranova A.V.* Lower Tournaisian (Lower Carboniferous) Microfauna of the Volga-Ural Region, Russia // Paleontol. J. 2023. V. 57. Suppl. 1. P. S1–S30.

*Aitchison J.C.* Albaillellaria from the New England orogen, Eastern NSW, Australia // MaR. Micropaleontol. 1993. № 21. P. 353–367.

Aitchison J.C., Suzuki N., Caridroit M. et al. Paleozoic radiolarian biostratigraphy // Catalogue of Paleozoic radiolarian genera / Eds. Danelian T., Caridroit M., Noble P., Aitchison J.C. Geodiversitas. 2017. V. 39. № 3. P. 503–531.

Amon E.O., Chernykh V.V. Stage boundaries and radiolarian zonal scale for lower Permian deposits in region of Cis-Uralian stratotype // Permophiles. 2004. V. 44. P. 10.

*Bjørklund K.R., Goll R.M.* Final stages of skeletogenesis and early stages of disintegration for modern polycystine radiolaria // Mar. Micropaleontol. 1986. V. 11.  $\mathbb{N}_{2}$  1–3. P. 171–184.

*Braun A.* Neue unterkarbonische Radiolarien-taxa aus Kieselschiefer–Gerollen des unteren Maintales bei Frankfurt a. M. // Geol. et Palaeontol. 1989. V. 23. P. 83–99. *Braun A.* Radiolarien aus dem Unter-Karbon Deutschlands // CouR. Forschungsinst. Senckenb. 1990. Bd 133. P. 1–177.

*Catalano R., Di Stefano P., Kozur H.* Lower Permian Albaillellacea (Radiolaria) from Sicily and their stratigraphic and paleogeographic significance // Rend. Accad. Sci. fis. e mat. SeR. IV. 1989. № 56. P. 83–113.

*Cheng Y.-N.* Taxonomic studies on Upper Paleozoic Radiolaria. Spec. Publ. № 1. Taiwan: National Museum of Natural Science, 1986. 311 p.

*Chernykh V.V., Henderson C.M., Kutygin R.V. et al.* Final proposal for the Global Stratotype Section and Point (GSSP) for the base-Artinskian Stage (Lower Permian) // Permophiles. 2022. V. 72. P. 14–48.

*Deflandre G.* Albaillella nov. gen., radiolaire fossile du Carbonifère inférieur, type d'une lignée aberrante éteinte // C. R. hebdomadaires des Séances de l'Acad. Sci. (Paris). SéR. D, Sci. natur. 1952. T. 234. P. 872-874.

*Deflandre G.* Radiolaires fossiles // Traité de Zoologie / Ed. Grasse P. Paris: Masson et Cie, 1953. V. 1. Pt. 2. P. 389–436.

*De Wever P., Azema J., Fourcade E.* Radiolarians and radiolarite: Primary production, diagenesis and paleogeography // Bull. Centres de Rech. et Explor.–Production d'Elf–Aquitaine. 1994. V. 18. № 1. P. 315–379.

*De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P. et al.* Radiolarians in the Sedimentary Record. Amsterdam: Gordon and Breach Sci. Publ., 2001. 533 p.

*Feng Q.L., Algeo T.J.* Evolution of oceanic redox conditions during the Permian-Triassic transition: evidence from deepwater radiolarian facies // Earth-Sci. Rev. 2014. V. 137. P. 34–51.

*Feng Q., Ye M.* Radiolarian stratigraphy of Devonian through Middle Triassic in southwestern Yunnan // Devonian to Triassic Tethys in Western Yunnan, China / Ed. Liu B. Wuhan: China Univ. of Geosciences Press, 1996. P. 15–22.

*Gourmelon F.* Inventaire préliminaire des radiolaires des nodules phosphatés des lydiennes dinantiennes de la Montagne Noire (Hérault, France) // C. R. Acad. Sci. Sér. 2. 1985. T. 301. № 17. P. 1259–1264.

*Gourmelon F.* Étude des radiolaires d'un nodule phosphaté du Carbonifère inferieur de Bareilles, Hautes–Pyrenees, France // Geobios. 1986. № 19. Fasc. 2. P. 179–205.

*Gourmelon F.* Les Radiolairestournaisiens des nodules phosphatés de la Montagne Noire et des Pyrénées centrales // Biostratigraphie du Paléozoïque. 1987. V. 6. P. 1–172.

*Gourmelon F.* Decouverte de radiolaires dans un niveau a nodules phosphates du Carbonifere de la region de Bechar (Sahara Algerien) // Géol. Mediterraneenne. 1988. V. 12–13. № 3–4. P. 185–195.

*He W., Zhang Y., Zhang Q. et al.* A Latest Permian radiolarian fauna from Hushan, South China, and its geological implications // Alcheringa. Australas. J. Palaeontol. 2011. V. 35. № 4. P. 471–496.

He W., Zhang Y., Zheng Y. et al. A Late Changhsingian (Latest Permian) radiolarian fauna from Chaohu, Anhui

and a comparison with its contemporary faunas of South China // Alcheringa. Australas. J. Palaeontol. 2008. V. 32.  $\mathbb{N}^{\circ}$  2. P. 199–222.

*Henderson C.M., Shen S.Z.* The Permian Period // Geologic Time Scale. 2020. V. 2. Pt IV. Chapter 24. P. 875–902.

*Holdsworth B.K.* The Radiolaria of the Baltalimani formation, Lower Carboniferous, Istanbul // Paleozoic of Istanbul. Ege Univ. Fen. fakultesi. Kitaplar. Sersi. 1973. № 40. P. 117–134.

*Holdsworth B.K.* Paleozoic Radiolaria: stratigraphic distribution in Atlantic Borderlands // Stratigraphic Micropaleontology of Atlantic Basin and Borderlands. Amsterdam: Elsevier, 1977. P. 167–184.

*Holdsworth B.K., Jones D.L.* Preliminary radiolarian zonation for Late Devonian through Permian time // Geology. 1980. V. 8. P. 281–285.

*Ishiga H.* Late Carboniferous and Permian radiolarian biostratigraphy of Southwest Japan // Osaka City Univ. J. Geosci. 1986. V. 29. P. 89–100.

*Ishiga H.* Paleozoic radiolarians // Ichikawa K., Mizutani S., Hara I. et al. PreCretaceous Terranes of Japan // IGCP Project. 1990. № 224. P. 285–295.

Ishiga H., Kito T., Imoto N. Middle Permian radiolarian assemblages in the Tamba district and an adjacent area, southwest Japan // Earth Sci. J. Assoc. for Geol. Coll. of Japan. 1982. V. 36.  $\mathbb{N}$  1. P. 272–281.

Jasin B., Harun Z. Discovery of some Early Carboniferous radiolarians from North Perak and their significance // Bull. Geol. Soc. Malaysia. 2006. № 49. P. 19–24.

*Jin Y., Shang Q., Wang X. et al.* Chronostratigraphic subdivisions and correlation of the Permian in China // Acta Geol. Sin. 1999. V. 73. P. 127–138.

*Kozur H.* Ruzhencevispongidae, eine neue Spumellaria Familie aus dem oberen Kungurian (Leonardian) und Sakmarian des Vorurals // Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck. 1980. Bd 10. H. 6. P. 235–242.

*Kozur H.* Upper Permian radiolarians from the Sosio Valley Area, Western Sicily (Italy) and from the Uppermost Lamar Limestone of West Texas // Jb. Geol. B.-A. 1993. Bd 136. H. 1. P. 99–123.

*Kozur H., Mostler H.* Radiolarien und Schwammskleren aus dem Unterperm des Vorurals // Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck. 1989. Sonderband 2. S. 147–275.

*Kruglikova S.B.* Observation on the distribution of polycystine Radiolaria in marine sediments (mainly at high taxonomic levels) // Micropaleontol. 1993. Spec. publ. 6: Radiolaria of Giant and Subgiant Fields in Asia. P. 17–21.

*Kuwahara K., Yao A., Yao J.X., Li J.X.* Permian radiolarians from the Global Boundary Stratotype Section and Point for the Guadalupian-Lopingian boundary in the Laibin area, Guangxi, China // J. Geosci. Osaka City Univ. 2005. V. 48. P. 95–107.

*Kuwahara K., Yao A., Yao J., Wang X.* Permian radiolarians from the Gufeng Formation of the Tongling area, Anhui Province, China // J. Geosci. Osaka City Univ. 2007. V. 50. Art. 4. P. 35–54.

*Nazarov B.B., Ormiston A.R.* Radiolarian from Late Paleozoic of the Southern Urals, USSR, and West Texas, USA // Micropaleontol. 1985. V. 30. № 1. P. 1–54.

*Nazarov B.B., Ormiston A.R.* Origin and biostratigraphic potential of the stauraxon polycystine Radiolaria // Mar. Micropaleontol. 1986. № 11. P. 33–54.

*Nazarov B.B., Ormiston A.R.* A new Carboniferous radiolarian genus and its relation to the multishelled entactiniids // Micropaleontol. 1987. V. 33. № 1. P. 66–73.

*Nazarov B.B., Ormiston A.R.* New biostratigraphically important Paleozoic Radiolaria of Eurasia and North America // Micropaleontol. 1993. Spec. publ. 6: Radiolaria of Giant and Subgiant Fields in Asia. P. 22–60.

*Nestell M.K., Nestell G.P., Wardlaw B.R.* Integrated fusulinid, conodont, and radiolarian biostratigraphy of the Guadalupian (Middle Permian) in the Permian Basin region, USA // Anatomy of a Paleozoic basin: the Permian Basin, USA (V. 1, ch. 9) / Ed. Ruppel S.C. The University of Texas at Austin, Bureau of Economic Geology, 2019. AAPG Memoir 118. P. 251–291 (Report of Investigations. № 285).

*Noble P.J., Tekin U.K., Gedik I., Sukru P.* Middle to Upper Tournasian Radiolaria of the Baltalimani Formation, Istanbul, Turkey // J. Paleontol. 2008. V. 82. № 1. P. 37–56.

*Ormiston A.R., Lane H.R.* A unique radiolarian fauna from the Sycamore Limestone (Mississippian) and its biostratigraphic significance // Palaeontogr. Abh. A. 1976. Bd 154. P. 154–180.

*Park I.-Y., Won M.-Z.* Tropical radiolarian assemblages from the Lower Carboniferous Delle Phosphatic Member of the Woodman Formation of Utah, USA // J. Paleontol. Soc. Korea. 2012. V. 28. № 1-2. P. 29–101.

Sashida K., Nakornsri N., Ueno K., Sardsud A. Carboniferous and Triassic radiolarian faunas from the Saba Yoi area, southernmost part of Peninsular Thailand and their paleogeographic significance // Sci. Rep. Inst. Geosci. Univ. Trukuba. Sec. B. 2000. V. 21. P. 71–99.

*Schwartzapfel J.A., Holdsworth B.K.* Upper Devonian and Mississippian Radiolarian Zonation and Biostratigraphy of the Woodford, Sycamore, Caney and Goddard Formation // Cushman Foundation for Formaminiferal Research. 1996. Spec. Publ. № 33. P. 1–275.

*Scotese C.R.* Atlas of Earth History. Vol. 1. Paleogeography. Arlington, Texas: PALEOMAP Project, 2001. 52 p.

*Sheng J., Jin Y.* Correlation of Permian deposits in China // Palaeoworld. 1994. V. 4. P. 14–113.

*Sheng J.Z., Wang Y.J.* Fossil Radiolaria from Kufeng Formation at Longtan, Nanjing // Acta Palaeontol. Sin. 1985. V. 24. № 2. P. 171–183.

*Shimakawa M., Yao A.* Lower–Middle Permian radiolarian biostratigraphy in the Qinzhou area, South China // J. Geosci. Osaka City Univ. 2006. V. 49. № 3. P. 31–47.

*Wang R.* Morphological change of the Ruzhencevispongus uralicus in Gufeng Formation (Lower Permian) from Jiangsu and Anhui provinces // Shanghai Geol. 1993. V. 48. № 4. P. 5–12. [In Chinese].

Wang Y.-J., Kuang G. Early Carboniferous Radiolarians from Qinzhou, South–Eastern Guangxi // Acta Micropalaeontol. Sin. 1993. V. 10. № 2. P. 275–287.

*Wang Y.-J., Luo H., Yang Q.* Late Paleozoic Radiolarians in the Qinfang Area, Southeast Guanghi // Anhui: Univ. of Sci. and Technology of China Press, 2012. 127 p.

*Wang Y., Yang Q.* Carboniferous-Permian radiolarian biozones of China and their palaeobiogeographic implication // Acta Micropalaeontol. Sin. 2007. V. 24. P. 337–345. [In Chinese].

*Wang Y., Yang Q.* Biostratigraphy, phylogeny and paleobiogeography of Carboniferous-Permian radiolarians in South China // Palaeoworld. 2011. V. 20. P. 134–145.

*Won M.-Z.* Radiolarien aus dem Unterkarbon des Rheinischen Schiefergebirges (Deutschland) // Palaeontogr. Abt. A. 1983. Bd 182. № 4–6. P. 116–175.

*Won M.-Z.* Phylogenetic study of some species of genus Albaillella Deflandre, 1952, and a Radiolarian zonation in the Rheinische Schiefergebirge, West Germany // J. Paleontol. Soc. Korea. 1991a. V. 7. № 1. P. 13–25.

*Won M.-Z.* Lower Carboniferous radiolarians from siliceous boulders in Western Germany // J. Paleontol. Soc. Korea. 1991b. V. 7.  $\mathbb{N}$  2. P. 77–106.

*Won M.-Z.* The biostratigraphic age of the transitional beds of the Riescheid Section, Germany, by means of the radiolarian fauna // J. Science. 1992. V. 53.  $\mathbb{N}$  6. P. 195–210.

*Won M.-Z.* A Tournaisian (Lower Carboniferous) radiolarian zonation and radiolarians of the A. pseudoparadoxa Zone from Oese (Rheinische Schiefergebirge), Germany // J. Korean Earth Sci. Soc. 1998. V. 19. № 2. P. 216–259.

*Won M.-Z., Seo E.-H.* Lower Carboniferous radiolarian biozones and faunas from Bergishes land, Germany // J. Palaeontol. Soc. Korea. 2010. V. 26.  $\mathbb{N}$  2. P. 193–269.

*Xian W., Zhang N.* Early to Middle Permian radiolarians from the Kuhfeng Formation in southeastern Guangxi, South China // Earth Science. J. Assoc. Geol. Collaboration in Japan. 1998. V. 52. № 3. P. 188–202.

*Xiao Y., Suzuki N., He W.* Water depths of the latest Permian (Changhsingian) radiolarians estimated from correspondence analysis // Earth-Sci. Rev. 2017. V. 173. P. 141–158.

*Xiao Y., Suzuki N., Ito T., He W.* New Permian radiolarians from East Asia and the quantitative reconstruction of their evolutionary and ecological significances // Sci. Reports. 2021. V. 11.  $\mathbb{N}$  1. P. 1–14.

*Yao A., Kuwahara K.* Radiolarian fossils from the Permian – Triassic of China // News of Osaka Micropaleontologists. 2004. Spec. vol. № 13. P. 29–45.

Zhang N., Henderson C.M., Xia W. et al. Conodonts and radiolarians through the Cisuralian-Guadalupian boundary from the Pingxiang and Dachongling sections, Guangxi region, South China // Alcheringa. 2010. V. 34.  $N^{\circ}$  2. P. 135–160.

Zhang N., Xia W., Dong Y., Shang H. Conodonts and radiolarians from pelagic cherts of the Frasnian–Famennian boundary interval at Bancheng, Guangxi, China: Global recognition of the upper Kellwasser event // Mar. Micropaleontol. 2008. V. 67. P. 180–190.

Zhao Z., Huang X., Zhang X. et al. Permian radiolarians from the A'nyemaqen mélange zone in the Huashixia area of Madoi County, Qinghai Province, Western China, and their implications on regional tectonism // J. Earth Sci. 2016. V. 27. № 27. P. 623–630.

# Patterns of Changes in Radiolarian Associations in the Early Tournaisian (Mississippian) and Kungurian (Cisuralian) in Eastern European Russia

#### M. S. Afanasieva

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

There are important morphological differences between the dominant higher taxa (classes) in associations of radiolarians that lived at different depths of paleobasins. A similar inversion of dominant radiolarian taxa can be seen in the Early Tournaisian (Mississippian) and the Kungurian (Cisuralian) and may indicate a change in their habitat from deeper conditions where porous Sphaerellaria dominant, to less deep-water shelf environments, in which spongy-lattice Spumellaria prevailed.

*Keywords:* radiolarians, dominant high taxa (classes), habitat, Lower Tournaisian, Mississippian, Kungurian, Cisuralian, South Urals, Volga-Ural Basin, Russia

УДК 551.732:56.017.2(517.3)

## НОВЫЕ СФЕРОМОРФНЫЕ ПРОБЛЕМАТИКИ GAPARELLA ИЗ НИЖНЕГО КЕМБРИЯ ЗАПАДНОЙ МОНГОЛИИ

© 2024 г. Е.А. Лужная\*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

\*e-mail: serezhnikova@mail.ru

Поступила в редакцию 24.10.2023 г. После доработки 15.11.2023 г. Принята к печати 15.11.2023 г.

Из низов томмотского яруса нижнего кембрия Западной Монголии, хр. Хэвтэ-Цахир-Нуруу, описаны проблематичные сфероморфные микрофоссилии рода Gaparella Missarzhevsky in Missarzhevsky et Mambetov, 1981. Предложена новая таксономическая комбинация Gaparella kuanchuanpuensis (Qian, 1977). Несмотря на весьма своеобразную морфологию, род Gaparella Missarzhevsky in Missarzhevsky et Mambetov, 1981 чаще упоминают в списке синонимов рода Archaeooides Qian, 1977. Показана тафономическая изменчивость монгольских Gaparella, реконструирована их морфология: это были сферы, с перфорированной двойной тонкой стенкой; стенка была пористой; поры располагались хаотично на небольших бугорках и гребнях, между ними была развита система полостей; стенка, возможно, была органической с примесью минеральных компонентов. Предполагается, что по образу жизни эти ископаемые могли быть планктонными фильтраторами. Уровень их организации, по-видимому, соответствовал Porifera; скорее всего, это были ювенильные формы.

Ключевые слова: Монголия, нижний кембрий, Porifera, SSF, сферические проблематики, фоссилизация

DOI: 10.31857/S0031031X24020027, EDN: FJDWGY

#### введение

Исследование раннекембрийских микрофоссилий важно для понимания структуры и функционирования древних экосистем. Однако систематическое положение многих форм не установлено, не ясна и их роль в палеосообществах. Одной из самых проблематичных для реконструкции групп являются сфероморфные микрофоссилии, которые зачастую доминировали в раннекембрийских экосистемах. Воссоздание их облика затруднительно из-за скудости морфологических признаков и значительной, в т.ч. и тафономической, изменчивости. Подробный обзор родов сферических микрофоссилий приведен ранее (Bengtson et al., 1990; Лужная и др., 2023).

В данной работе сделана попытка восстановить самостоятельность рода Gaparella, который был описан В.В. Миссаржевским из верхней части атдабанского яруса хр. Малый Каратау (Миссаржевский, Мамбетов, 1981). Авторы указывают на довольно широкое географическое распространение этого рода. Помимо типового региона, это Сибирская платформа, Алтае-Саянская складчатая область, Таласский Алатау и Монголия.

Чаще всего род Gaparella теперь приводят в списке синонимов рода Archaeooides Qian, 1977. Gaparella porosa Missarzhevsky in Missarzhevsky et Mambetov, 1981 (типовой вид рода) – это почти полусферические, полые внутри образования с фосфатной (?) стенкой, пронизанные многочисленными порами, расположенными на сосочкообразных бугорках, которые густо и равномерно распределены по поверхности ископаемых. Интересно, что примерно тот же облик и размеры характерны для одного из ранее выделенных видов Archaeooides – A. kuanchuanpuensis Qian, 1977, который чаще всего рассматривают среди синонимов A. granulatus Qian, 1977. На наш взгляд, отличия этих видов довольно значительны, что позволяет отнести их даже к разным родам и установить новую комбинацию родового и видового названия – Gaparella kuanchuanpuensis (Qian, 1977). Исследуемый нами новый монгольский материал решено описать как еще один вид Gaparella, поскольку он обнаруживает значительные отличия от типового вида рода.

#### ТРУДНОСТИ СИСТЕМАТИКИ И РЕКОНСТРУКЦИИ СФЕРОМОРФНЫХ МИКРОФОССИЛИЙ

Наиболее распространенным таксоном сфероморфных микрофоссилий является род Archaeooides Qian, 1977. Нужно сказать, что чаще всего именно как Archaeooides определяют глобулярные раннекембрийские формы. Поэтому остановимся на характеристике этого рода подробнее.

Archaeooides – это полые сферические образования с развитой на внешней поверхности разнообразной скульптурой. У большинства из них полость не соединяется с внешней средой, хотя, по данным А.Л. Рагозиной (2009), стенка Archaeooides была пористой. Разные авторы предполагают свой объем этого таксона, сводя в синонимы те или иные роды (см., напр., Bengtson et al., 1990; Есакова, Жегалло, 1996; Рагозина, 2009; Parkhaev, Demidenko, 2010). Интерпретации этих ископаемых разнообразны: их считали фораминиферами, акритархами, яйцевыми капсулами неизвестных животных (см. сводку Parkhaev, Demidenko, 2010, с. 951), либо зелеными водорослями (напр., Рагозина, 2009). Известно четыре вида Archaeooides: A. granulatus Qian, 1977 (типовой вид), A. acuspinatus Qian, 1977, A. kuanchuanpuensis Qian, 1977 и A. interscriptus Qian, 1978. Они различаются размерами и деталями скульптуры. Многие исследователи считают их всех синонимами A. granulatus Qian, 1977 (напр., Qian, Bengtson, 1989; Bengtson et al., 1990; Parkhaev, Demidenko, 2010). Здесь нужно отметить, что, помимо видовой изменчивости, у раннекембрийских сфероморфных проблематик установлена значительная тафономическая изменчивость, и отличить одну форму от другой бывает трудно. Сфероморфные микрофоссилии сохраняются чаще всего в виде внутренних ядер, хотя иногда встречаются и остатки внешней поверхности организмов. Очевидно, что для обоснованных реконструкций нужен массовый материал разнообразных форм сохранности. Например, С. Бенгтсон и др. (Bengtson et al., 1990) и Е.А. Лужная и др. (2023) на большом числе экземпляров выделили новые таксоны сфероморфных проблематик, род Aetholicopalla Conway Morris in Bengtson et al., 1990 с типовым видом A. adnata и A. grandipora Luzhnaya in Luzhnaya et

al., 2023. Этот же подход применен нами для новой коллекции монгольских Gaparella.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученная нами коллекция происходит из Дзабханского р-на Западной Монголии, окрестностей сомона Тайшир. Многочисленные сферические проблематики нескольких морфотипов обнаружены в разрезе хр. Хевтэ-Цахир-Нуруу в пачке табачно-серых алевролитов с редкими прослоями темно-серых известняков с микрофитолитами и микрофауной [слой 12 разреза, приведенного Н.В. Есаковой и Е.А. Жегалло (1996)]. Здесь встречены моллюски Rozanoviella atypica Miss., 1981, Latouchella sibirica (Vost., 1962), L. korobkovi (Vost., 1962), L. minuta Zheg., 1982, Khairkhania evoluta Zheg., 1982, Salanyella costulata Miss., 1981, Postacanthella pelmani Zheg., 1996. зоопроблематики Siphogonuchites cf. triangularis Qian, 1977, Lopochites latazonalis Qian, 1977, Halkieria amorpha (Mesh., 1974); из сферических проблематик названы только Archaeooides granulatus (Есакова, Жегалло, 1996). Этот список был недавно пополнен еще одним видом сферических проблематик из этого местонахождения -Aetholicopalla grandipora Luzhnaya in Luzhnaya et al., 2023. По комплексу органических остатков Есакова и Жегалло (1996) отнесли вмещающие отложения к слоям с Ilsanella compressa и Halkieria amorpha, распространенным в Западной Монголии, провели глобальную корреляцию и сопоставили эти слои с томмотским ярусом нижнего кембрия Сибири.

Микрофоссилии для исследования извлекались из вмещающих пород по стандартной методике растворения в 10%-м р-ре уксусной кислоты (Методика..., 1973; Физические..., 1988). Из полученных порошков материал отбирался вручную под микроскопом МБС-9. Далее фоссилии наклеивались на столики ровными рядами с помощью углеродного скотча. Сначала ископаемый материал изучался и фотографировался в отраженном свете на микроскопе Leica N-165 С. Затем столики напылялись золотом или сплавом золота и палладия для исследования на сканирующих электронных микроскопах Tescan Vega II (Brno, Czech Republic) и EVO-50 Zeiss с микроанализатором INCA Oxford 350 (Лондон) при 15-20 кВ с применением EDX (энергодисперсионного рентгеновского микроанализа).

Коллекция № 3302 хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН).

#### СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

#### ТИП PORIFERA (?)

#### КЛАСС, ОТРЯД INCERTAE

#### СЕМЕЙСТВО INCERTAE

#### Род Gaparella Missarzhevsky in Missarzhevsky et Mambetov, 1981

Archaeooides: Qian, 1977, c. 269 (part.).

Gaparella: Миссаржевский, Мамбетов, 1981, с. 74; Миссаржевский, 1989, с. 208.

Типовой вид – Gaparella porosa Missarzhevsky in Missarzhevsky et Mambetov, 1981 (=Archaeooides kuanchuanpuensis Qian, 1977).

Диагноз. Сферические или слегка сплющенные, полые внутри микрофоссилии. Внешний рельеф представлен многочисленными сосочкообразными возвышениями или извилистыми гребнями. Стенка двойная, органическая или фосфатизированная (?), относительно тонкая, пронизанная порами. Устья пор образуют кратеры и располагаются на вершинах внешнего рельефа, они закономерно или хаотично распределены по поверхности ископаемых.

Видовой состав. Два вида: 1. G. kuanchuanpuensis (Qian, 1977) из формации Meishucun Центрального и Юго-Западного Китая и из верхней части атдабанского яруса зоны Rh. canceliatum слоев с Adyshevitheca, низов шабактинской свиты, гересской пачки Малого Каратау (Казахстан); 2. G. elenae sp. nov. из нижнего томмота, слоев с Ilsanella compressa и Halkieria атогрhа Западной Монголии.

Замечания. 1. От рода Archaeooides, в синонимический список которого очень часто помещают Gaparella (напр., Bengtson et al., 1990; Parkhaev, Demidenko, 2010), отличается наличием пор и более высоким рельефом скульптуры. Миссаржевский (1989) отмечает также, что Gaparella, в отличие от Archaeooides, в гораздо большей степени подвергалась деформации. На наш взгляд, это может объясняться разным составом стенок организмов.

2. Деформированные Gaparella бывают в той или иной степени сплющены, с разнообразными вмятинами и т.д. Недеформированные окаменелости выглядят либо как лепешковидные образования, либо как сферы. Кроме того, у некоторых представителей рода Archaeooides кончики сосочков могли обламываться, создавая иллюзию пористости. 3. В работе В.В. Миссаржевского и А.М. Мамбетова (1981) указаны находки Gaparella в нижнем кембрии Сибирской платформы, Алтае-Саянской складчатой области, Таласского Алатау, но для верификации этого положения нужно собирать новый материал разных форм сохранности из указанных областей.

#### Gaparella kuanchuanpuensis (Qian, 1977)

Агсhaeooides kuanchuanpuensis: Qian, 1977, с. 269, табл. 2, фиг. 24; Jiang, 1980, табл. 4, фиг. 19 (?); Luo et al., 1982, с. 185, табл. 19, фиг. 5 (?); 1984, табл. 10, фиг. 11 (?); Liu, Wang, 1990, с. 179, табл. 2, фиг. 15–17 (?); Ding et al., 1992, табл. 4, фиг. 5, 6.

Archaeooides cf. kuanchuanpuensis: Xing et al., 1984, табл. 21, фиг. 23 (?).

Gaparella porosa: Миссаржевский, Мамбетов, 1981, с. 74, табл. 13, фиг. 1, 2, табл. 16, фиг. 4; Миссаржевский, 1989, табл. 30, фиг. 1.

Голотип – NIGPAS, no. 33794; Китай, Пров. Хубэй, округ Yichang; нижний кембрий, ярус Meishucunian, пачки Dengying, Huangshandong Member.

Описание. Довольно крупные, сфероидальные микрофоссилии предположительно с органическим слабоминерализованным, иногда гибким скелетом. Стенка перфорированная, тонкая, двойная; есть внутренняя полость. Стенки пронизаны многочисленными мелкими порами, которые закономерно распределены по поверхности ископаемых; поры располагаются на сосочкообразных выростах.

Размеры ископаемых от 1.0 до 2.0 мм. Более крупные формы сильнее подвержены посмертным деформациям. Поры располагаются на расстоянии около 0.08 мм, их диаметр около 0.025 мм.

Замечания. В списке синонимов G. kuanchuanpuensis возле некоторых форм стоят вопросительные знаки, т.к. качество приведенных в китайских работах фотографий не позволяет правильно определить ископаемые.

Распространение. Нижний кембрий: Центральный и Юго-Западный Китай; формация Mishucun; Казахстан (Малый Каратау); верхняя часть атдабанского яруса, зона Rh. canceliatum (указаны лишь те области, где этот вид определяется с уверенностью).

Материал. Вид изучен по литературным данным (см. синонимический список).

#### Gaparella elenae Luzhnaya, sp. nov.

#### Табл. І, фиг. 1-8

Название вида — в честь палеонтолога Елены Александровны Жегалло (ПИН РАН), которая любезно предоставила свой материал для изучения.

Голотип – ПИН, № 3302/2299; Монголия, Дзабханский р-н, хр. Хэвтэ-Цахир-Нуруу; нижний кембрий, низы томмотского яруса, низы слоев с моллюсками Ilsanella compressa.

Описание (рис. 1). Сфероидальные микрофоссилии со слабоминерализованным, слегка гибким скелетом. Стенка перфорированная, тонкая, двойная; есть внутренняя полость. Стенки пронизаны многочисленными неравномерно распределенными по поверхности ископаемых мелкими порами, которые располагаются на сосочковидных выростах и извилистых гребнях. Под гребнями внутри стенок развита система полостей.

Размеры в мм: D – диаметр окружности, описанной вокруг ископаемого, d – диаметр вписанной окружности, dp – диаметр пор, S – среднее расстояние между порами.

№ п/п	Экз. ПИН, № 3302/	D	d	dp	S
01	2426	0.312	0.281	0.025	0.047
02	2467	0.331	0.287	0.017	0.043
03	2203	0.369	0.340	0.031	0.057
04	2197	0.387	0.365	0.019	0.042
05	2431	0.396	0.334	0.027	0.050
06	2466	0.399	0.361	0.024	0.048
07	2092	0.404	0.356	0.021	0.048
08	2006	0.407	0.359	0.025	0.054
09	2049	0.411	0.366	0.030	0.067
10	2298	0.412	0.377	0.025	0.031
11	2457	0.413	0.393	0.025	0.041
12	2041	0.426	0.405	0.039	0.053
13	2229	0.427	0.390	0.026	0.046
14	2188	0.436	0.362	0.028	0.040
15	2196	0.443	0.406	0.022	0.048
16	2168	0.449	0.427	0.030	0.058
17	2446	0.461	0.409	0.026	0.053
18	2161	0.462	0.329	0.029	0.048
19	2117	0.465	0.368	0.032	0.051
20	2086	0.470	0.446	0.023	0.053
21	2299, голотип	0.471	0.443	0.015	0.023
22	2147	0.476	0.403	0.027	0.047
23	2009	0.478	0.404	0.029	0.070
24	2044	0.478	0.426	0.032	0.053
25	2069	0.483	0.435	0.022	0.058
26	2396	0.493	0.473	0.020	0.052
27	2179	0.499	0.437	0.031	0.047
28	2390	0.502	0.487	0.027	0.047
29	2166	0.524	0.418	0.027	0.048
30	2476	0.535	0.443	0.027	0.052
31	2083	0.549	0.488	0.027	0.042
32	2096	0.563	0.482	0.028	0.045
33	2465	0.586	0.479	0.027	0.049
34	2310	0.704	0.658	0.019	0.046
35	2127	0.725	0.676	0.037	0.067
36	2262	0.769	0.700	0.032	0.058
37	2085	0.896	0.828	0.032	0.053

#### НОВЫЕ СФЕРОМОРФНЫЕ ПРОБЛЕМАТИКИ GAPARELLA



Рис. 1. Формы сохранности Gaparella elenae sp. nov.: *a* – экз. ПИН, № 3302/2083; *б* – экз. ПИН, № 3302/2122; *в*, *e* – экз. ПИН, № 2429; Монголия, Дзабханский район, хр. Хэвтэ-Цахир-Нуруу; нижний кембрий, низы томмотского яруса, низы слоев с моллюсками Ilsanella compressa.

Размеры ископаемых от 0.3 до 0.9 мм, у подавляющего большинства 0.4—0.5 мм. Поры располагаются на расстоянии от 0.05 до 0.07 мм, их диаметр от 0.015 до 0.037 мм, но по преимуществу около 0.025 мм.

Сравнение. От G. kuanchuanpuensis (Qian, 1977) отличается гораздо меньшими размерами, меньшей способностью к деформации, нерегулярностью в расположении пор и их нахождении на извилистых гребнях, а также меньшими расстояниями между порами.

Материал. Помимо голотипа, 38 экз. из типового местонахождения.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

*Тафономия*. Чаще всего Gaparella elenae sp. nov. сохраняются в виде шаровидных остатков

размером около 0.5 мм, со скульптированной поверхностью, с мелкими округлыми отверстиями на бугорках. Отверстия рассеяны по внешней поверхности ископаемых неравномерно.

Наиболее редкая форма сохранности в нашей выборке — это шарообразные фоссилии с неровной поверхностью, с извилистыми пологими гребнями, на выступающих частях которых располагаются маленькие отверстия. У большинства из них края неровные, слегка обломанные (табл. I, фиг. 1), при более полной сохранности отверстия имеют форму маленьких правильных окружностей (табл. I, фиг. 2). Эту форму сохранности можно назвать тафономической экзотикой нашей коллекции. Еще одна форма сохранности, более обычная для нашего местонахождения — это фоссилии с гребнями на поверхности ископаемых. Полости под ними составляли какую-то единую систему в стенках организма. Здесь бугорки как будто отпрепарированы, снята их внешняя оболочка (табл. I, фиг. 3, 4). Есть формы со сглаженной поверхностью и отверстиями неправильной формы (табл. I, фиг. 6).

Тафономической экзотикой для данного местонахождения являются также ядра G. elenae sp. nov. Это экземпляры со скульптурой в виде мелких невысоких цилиндров, рассеянных по поверхности микрофоссилий (табл. I, фиг. 5). Скорее всего, это были заполнения породой каких-то пустот – например, пор.

Еще одна форма сохранности нового вида Gaparella — экземпляры, расколотые грубыми линейными трещинами (рис. 1,  $\delta$ ). Разломанные образцы внутри пустые (рис. 1,  $\epsilon$ ) или заполнены породой. Некоторые, формы имеют следы пластических деформаций (рис. 1, a; табл. I, фиг. 7, 8).

Итак, ископаемые остатки Gaparella фоссилизируются в разных формах сохранности. Чаще всего в нашем материале они сохраняются в виде шаровидных остатков размером около 0.5 мм, с мелкими округлыми кратерами или бугорками, рассеянными по внешней поверхности ископаемых. В нашей выборке сохраняются, в основном, внешние оболочки полых сфероморфных фоссилий, очень редки внутренние ядра, тогда как от моллюсков и скелетных проблематик в этом местонахождении остаются, напротив, лишь внутренние ядра.

Если бы все эти формы были собраны в единичных экземплярах из разных местонахождений, их вполне можно было бы определять как разные таксоны. Именно этим хороши большие выборки. Так, на массовом материале из одного слоя С.В. Мейен (1966) собирал воедино разные морфотипы палеоботанических объектов.

Минеральный состав. Поверхность Gaparella elenae sp. nov. имеет примерно тот же минеральный состав, что и прочие остатки — моллюски и мелкие скелетные проблематики (SSF) этого местонахождения: среди превалирующих элементов определены углерод, кальций и фосфор (см. Лужная и др., 2023). Это свидетельствует о значительных посмертных изменениях вещества скелетов; кроме того, состав мог измениться при фоссилизации и в процессе отмывки материала в растворе уксусной кислоты. Установлено, что кембрийские моллюски и скелетные проблематики изначально имели карбонатные раковины (напр., Есакова, Жегалло, 1996). Можно было бы предположить аналогичный состав и для стенки Gaparella, но пластичные деформации у крупных форм более характерны для остатков, сложенных органическим материалом, возможно, с примесью минеральных компонентов. Об отличии в минеральном составе свидетельствует и разная форма сохранности фоссилий этого местонахождения (ядра и оболочки). Установлено, что микрофоссилии из данного местонахождения сохранялись благодаря быстрой посмертной фосфатизации (напр., Есакова, Жегалло, 1996).

*Интерпретация*. Однозначно интерпретировать Gaparella пока не удалось, но можно обсудить несколько предположений.

Это могли быть губки, скорее, их ювенильные формы. Интересно, что недавно у Porifera in vivo наблюдали процесс фильтрации не только через крупные поры, но и через мельчайшие отверстия в стенке тела. Международная группа ученых смогла увидеть, как губки "чихают": вода как обычно входит в поры, а отработанный материал при сокращениях стенок выходит со слизью через мельчайшие отверстия в стенке тела (Kornder et al., 2022). Возможно, именно так происходила фильтрация у Gaparella.

В конце 1990-х гг. были описаны шаровидные образования верхнедокембрийской формации Доушаньто Южного Китая, которые были определены как эмбрионы животных (Xiao et al., 1998 и др.), что вызвало бурную многолетнюю полемику (см. Bailey et al., 2007). Эти образования отличаются от Gaparella несколько бо́льшими размерами и сложным внутренним строением.

В ископаемой летописи известны также кембрийско-ордовикские проблематики Markuelia, которые были интерпретированы как эмбрионы двустороннесимметричных животных, но эти ископаемые также имеют сложное внутреннее строение (Dong et al., 2010).

Многие сфероморфные микрофоссилии были реконструированы как цисты зеленых водорослей, празинофицей. Но и здесь мы не видим особого сходства с Gaparella (напр., см. Рагозина, 2009).

Таким образом, вопрос о систематической принадлежности микрофоссилий Gaparella остается открытым. Смею предположить, что наиболее обоснована на сегодня интерпретация нашего

материала как проблематичных Porifera, их ювенильных форм. По образу жизни эти организмы, вероятно, были планктонными фильтраторами

\*\*\*

Огромная признательность коллегам из ПИН РАН: Е.А. Жегалло за предоставленный уникальный материал и разноплановые консультации, акад. А.Ю. Розанову и акад. М.А. Федонкину за общее руководство темой исследования и плодотворное обсуждение материала, Л.В. Зайцевой за проведение геохимических исследований, А.Ю. Иванцову за критическое прочтение рукописи и ценные замечания, Р.А. Ракитову за помощь при микроскопических работах, Ю.Е. Демиденко, П.Ю. Пархаеву и А.Л. Рагозиной за помощь в подборе литературы, Ф.А. Лозовому за советы в статистической обработке материала, А.Ф. Банникову, Т.В. Кузнецовой и В.В. Митта за консультации по вопросам номенклатуры.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 20-55-44010 Монг\_а.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Есакова Н.В., Жегалло Е.А.* Биостратиграфия и фауна нижнего кембрия Монголии. М.: Наука, 1996. 216 с. (Тр. Совм. Росс.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 46). *Лужная Е.А., Жегалло Е.А., Зайцева Л.В., Рагозина А.Л.* Проблематичные Porifera из нижнего кембрия Западной Монголии // Палеонтол. журн. 2023. № 3. С. 22–34.

*Мейен С.В.* Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). М.: Наука, 1966. 184 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 150).

Методика палеонтологических исследований / Ред. Каммел Б., Рауп Д. М.: Мир, 1973. 392 с.

*Миссаржевский В.В.* Древнейшие скелетные окаменелости и стратиграфия пограничных толщ докембрия и кембрия. М.: Наука, 1989. 237 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 443).

*Миссаржевский В.В., Мамбетов А.М.* Стратиграфия и фауна пограничных слоев кембрия и докембрия Малого Каратау. М.: Наука, 1981. 92 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 326).

*Рагозина А.Л.* Акритархи, микрофоссилии и проблематики вендо-кембрийских отложений // Палеонтология Монголии. Флора фанерозоя. М.: ГЕОС, 2009. С. 18–22.

Физические и химические методы исследования в палеонтологии. М.: Наука, 1988. 189 с.

*Bailey J.V., Joye S.B., Kalanetra K.M. et al.* Undressing and redressing Ediacaran embryos // Nature. 2007. V. 445. P. 198–201.

*Bengtson S., Conway Morris S., Cooper B.J. et al.* Early Cambrian fossils from South Australia. Brisbane: Assoc. of Australasian Palaeontologists, 1990. 364 p.

*Ding L., Zhang L., Li Y., Dong J.* The Study of the Late Sinian–Early Cambrian Biota from the Northern Margin of Yangtze Platform. Beijing: Scientific and Technical Documents Publ. House, 1992. 156 p. [in Chinese].

*Dong X.-P., Bengtson S., Gostling N. et al.* The anatomy, taphonomy, taxonomy and systematic affinity of Markuelia: Early Cambrian to Early Ordovician scalidophorans // Palaeontology. 2010. V. 53. Pt 6. P. 1291–1314.

*Jiang Z.* The Meishucun Stage and fauna of the Jinning County, Yunnan // Bull. Chin. Acad. Geol. Sci. Ser. I. 1980. V. 2. № 1. P. 75–92 [in Chinese].

*Kornder N.A., Esser Yu., Stoupin D. et al.* Sponges sneeze mucus to shed particulate waste from their seawater inlet pores // Curr. Biol. 2022. № 32. P. 3855–3861.

*Liu X., Wang D.* A new fauna – Qinghezhen fauna – from the northern margin of the North China Platform // Acta Geol. Sin. 1990. V. 64. № 2. P. 170–183 [in Chinese].

*Luo H., Jiang Z., Wu X. et al.* The Sinian–Cambrian Boundary in Eastern Yunnan, China. Yunnan Inst. of Geol. Sci., 1982. 265 p. [in Chinese].

*Luo H., Jiang Z., Wu X. et al.* Sinian–Cambrian Boundary Stratotype Section at Meishucun, Jinning, Yunnan, China. Yunnan: People's Publ. House, 1984. 267 p. [in Chinese and English].

*Parkhaev P.Yu., Demidenko Y.E.* Zooproblematica and Mollusca from the Lower Cambrian Meishucun section (Yunnan, China) and taxonomy and systematics of the Cambrian small shelly fossils of China // Paleontol. J. 2010. V. 44. № 8. P. 883–1161.

*Qian Yi*. Hyolitha and some problematica from the Lower Cambrian Meishucun Stage in Central and SW China // Acta Palaeontol. Sin. 1977. V. 16. № 2. P. 255–278 [in Chinese].

*Qian Yi, Bengtson S.* Palaeontology and biostratigraphy of the Early Cambrian Meishucunian Stage in Yunnan Province, South China // Fossils and Strata. 1989. No 24. P. 1-156.

*Xiao S., Zhang Y., Knoll A.H.* Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite // Nature. 1998. V. 391. P. 553–558.

*Xing Y., Luo H.* Precambrian–Cambrian boundary candidate, Meishucun, Jinning, Yunnan, China // Geol. Mag. 1984. V. 121. № 3. P. 143–154.

#### Объяснение к таблице I

Фиг. 1 – 8. Gaparella elenae sp. nov.: 1 – голотип ПИН, № 3302/22991; 2 – экз. ПИН, № 3302/2085; 3 – экз. ПИН, № 3302/2396; 4 – экз. ПИН, № 3302/2390; 5 – экз. ПИН, № 3302/2262; 6 – экз. ПИН, № 3302/2310; 7 – экз. ПИН, № 3302/2431; 8 – экз. ПИН, № 3302/2476; Монголия, Дзабханский район, хр. Хэвтэ-Цахир-Нуруу; нижний кембрий, низы томмотского яруса, низы слоев с моллюсками Ilsanella compressa.

#### ЛУЖНАЯ

## New Spheromorphic Problematics Gaparella from the Lower Cambrian of Western Mongolia

#### E. A. Luzhnaya

#### Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

From the lower part of the Tommotian Stage of the Lower Cambrian of Western Mongolia, ridge Hevte-Tsakhir-Nuruu described a new problematical sphaeromorhical microfossils *Gaparella elenae* sp. nov.; a new combination of generic and specific names *Gaparella kuanchuanpuensis* (Qian, 1977). has been proposed. Despite its very peculiar morphology, the genus *Gaparella* Missarzhevsky in Missarzhevsky et Mambetov, 1981 is more often mentioned in the list of synonyms of the genus *Archaeooides* Qian, 1977. The taphonomic variability of Mongolian *Gaparella* is shown and the morphology is reconstructed: these were hollow spheres, with a perforated double thin wall; between the holes, which were located chaotically on small elevations, a system of canals was developed; the wall may have been organic with an admixture of mineral components. Based on their lifestyle, these fossils were probably planktonic filter feeders. Their level of organization appears to have been consistent with Porifera; most likely these were juvenile forms.

Keywords: Mongolia, Lower Cambrian, Porifera, SSF, spherical problematics, fossilization



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024 (ст. Лужной)

УДК 564.117(571.56+571.65)

## НОВЫЕ РОД VOLUCEROPECTEN И СЕМЕЙСТВО VOLUCEROPECTINIDAE ПОЗДНЕПЕРМСКИХ ПЕКТИНИД БОРЕАЛЬНОЙ НАДОБЛАСТИ

#### © 2024 г. А.С.Бяков\*

Северо-Восточный комплексный научно-исследовательский институт им. Н.А. Шило ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

\*e-mail: abiakov@mail.ru

Поступила в редакцию 31.07.2023 г. После доработки 19.09.2023 г. Принята к публикации 19.09.2023 г.

На основании переизучения ранее установленного вида позднепермских (поздневучапинско-раннечансинских) пектинид Aviculopecten volucer Lutkevich et Lobanova, считавшегося синонимом среднепермского Vnigripecten phosphaticus (Girty), показана самостоятельность обоих видов. Особенности своеобразной морфологии и скульптуры раковины Aviculopecten volucer позволяют на его основе описать новый род Voluceropecten gen. nov. и монородовое семейство Voluceropectinidae fam. nov. Приведен исправленный диагноз рода Vnigripecten Muromzeva.

*Ключевые слова:* пектиноидные двустворчатые моллюски, семейство Voluceropectinidae fam. nov., род Voluceropecten gen. nov., род Vnigripecten, средняя и верхняя пермь, Бореальная надобласть

DOI: 10.31857/S0031031X24020031, EDN: FIRFPI

#### ВВЕДЕНИЕ

Систематика позднепалеозойских пектинид, очень сложной и многообразной группы двустворчатых моллюсков, в т.ч. пермских форм, в последние три десятилетия претерпела значительные изменения, нашедшие отражение в работе Д. Картера и др. (Carter et al., 2011). По нашему мнению, эта систематика еще далека от своего завершения и, как недавно отметили М. Хаутманн и др. (Hautmann et al., 2020), все еще нуждается в ревизии.

Среди наиболее заметных работ этого периода следует отметить публикации Н. Ньюэла и Д. Бойда (Newell, Boyd, 1995), М.М. Астафьевой (1995 и др.), З. Фанга и Н. Морриса (Fang, Morris, 1999), Л.А. Невесской и др. (2013), Д. Уотерхауза (Waterhouse, 2001, 2008, 2014). Конечно, во многих из них некоторые сделанные выводы кажутся чересчур смелыми, а многие таксоны — малообоснованными, но исследования по совершенствованию систематики пектинид, безусловно, очень важны для понимания путей эволюции этой группы.

Автор настоящей статьи около 40 лет занимается изучением позднепалеозойских двустворчатых моллюсков, в т.ч. пектиноидных форм Северо-Востока Азии. За это время удалось собрать новый, иногда уникальный материал по систематике и биостратиграфии рассматриваемой группы. Его изучение, однако, в некоторых случаях затруднено из-за фрагментарности и недостаточно хорошей сохранности ископаемых, тем более, что при диагностике пектинид очень важно иметь информацию по морфологии, соотношению, орнаментации и изменчивости обеих створок, что не всегда возможно. Тем не менее, ряд полученных обобщений, отраженных в материалах предлагаемой статьи, можно сделать уже сейчас.

#### **О РОДЕ VNIGRIPECTEN MUROMZEVA**

Среди всех позднепалеозойских пектинид востока Бореальной надобласти особо выделяются своеобразные позднепермские (поздневучапин-раннечансинские) формы, раковины которых имеют очень длинные ушки и резко различающуюся скульптуру створок. Кроме того, они характеризуются отличным от других позднепалеозойских пектинид соотношением створок раковины – правая створка гораздо более выпуклая, чем левая. Эти формы были выделены в вид Aviculopecten volucer Lutkevich et Lobanova (Люткевич, Лобанова, 1970; Лобанова, Люткевич, 1971), описанный с Омолонского массива. К сожалению, при описании данного вида его авторами были перепутаны правая и левая створки, не были отмечены иглы на замочном крае раковины и неверно описан характер скульптуры правых створок.

Позднее В.А. Муромцева (1981) при изучении двустворчатых моллюсков с Новой Земли синонимизировала А. volucer с североамериканским среднепермским видом А. phosphaticus Girty из формации Фосфория, видимо, не обратив внимания на то, что для американских форм К. Сириаксом (Ciriacks, 1963) указывалось обратное соотношение створок, т.е., более выпуклой является не правая, а левая створка. Кроме того, характер скульптуры створок А. phosphaticus иной, чем у А. volucer — на правой створке радиальные ребра бифуркируют, а на левой наблюдаются интеркалирующие ребра всего двух, а не пяти, как у А. volucer, порядков, и соподчиненность ребер разных порядков плохо различима.

В монографии (Муромцева, Гуськов, 1984) Муромцева описала новый род Vnigripecten, типовым видом которого выбрала Aviculopecten phosphaticus Girty. В его синонимику был также добавлен еще и хорошо диагностируемый, ранее описанный Д.Ф. Масленниковым (в: Каширцев, 1959) вид А. kolymaensis Maslennikow на основании некоторого сходства у них характера скульптуры левых створок. Представители последнего вида довольно часто встречаются в кунгурско– роудских отложениях Северо-Востока России, но неизвестны из более молодых отложений.

Итак, оказалось, что к роду Vnigripecten были отнесены совершенно различные пектиниды – кроме собственно Aviculopecten phosphaticus, еще и A. volucer, а также A. kolymaensis.

Интересно, что при дальнейшем изучении нами северо-восточно-азиатских авикулопектиноидей оказалось, что вид А. phosphaticus Girty все же встречается в суперрегионе, хотя и очень редко, в аналогах роудских отложений (русско-омолонский региональный горизонт) Омолонского массива. Также его находки известны на о. Колгуев (Муромцева, Гуськов, 1984, табл. 26, фиг. 7). Присутствие А. phosphaticus на Новой Земле проблематично – экземпляры, отнесенные Муромцевой к этому виду (Муромцева, 1981, табл. IX, фиг. 12, 13), по нашему мнению, к нему не относятся, а являются, вероятно, новым таксоном, неправильно диагностируемым из-за условий сохранности.

Изучение собственной коллекции и работа в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф.Н. Чернышова (ЦНИГР музей, С.-Петербург) и в Геологическом музее им. А.А. Штукенберга Казанского (Приволжского) федерального ун-та (КФУ, Казань) показали полную самостоятельность вида А. volucer и значительные его отличия от всех пектинид, не только востока Бореальной биогеографической надобласти, но и мира. Поэтому, согласно правилам Международного кодекса зоологической номенклатуры (2004), для этого вида мы предлагаем новое родовое название и выделяем новое семейство с единственным номинативным родом Voluceropecten gen. nov.

Ниже приведен диагноз нового семейства, дано описание нового рода, переописан его типовой вид и дан исправленный диагноз рода Vnigripecten.

#### МАТЕРИАЛ

Изученный материал был собран как лично автором, так и геологами Северо-Восточного геологического объединения Н.И. Караваевой, В.А. Ковальчуком и Л.Д. Школьным на Омолонском массиве и его юго-восточном обрамлении при проведении тематических работ и крупномасштабном государственном геологическом картировании. Местоположение разрезов, из которых происходит описываемый материал, показано на рис. 1, стратиграфическое положение изученных пектинид – на рис. 2.

В описаниях приняты сокращения: В – высота раковины, Вп – выпуклость створки, Д – длина раковины, ДЗК – длина замочного края раковины, ДУ – длина ушек (З – заднего, П – переднего), ДЭ – двустворчатый экземпляр, ЛС – левая створка, МУ – макушечный угол, ПС – правая створка, УС – угол скоса раковины.

Бо́льшая часть изученного материала хранится в музее Северо-Восточного комплексного научно-исследовательского ин-та ДВО РАН им. Н.А. Шило (СВКНИИ), Магадан, в колл. № 02-06.99, а также в ЦНИГР музее им. Ф.Н. Чернышова, С.-Петербург, колл. №№ 5457, 8448, 11570 и в Геологическом музее им. А.А. Штукенберга КФУ, Казань, колл. № 551. Для сравнения использованы изображения и описания образцов Vnigripecten phosphaticus, хранящихся в Американском национальном музее (USNM), из монографий Д. Гирти (Girty, 1910), Сириакса (Ciriacks, 1963) и Ньюэлла и Бойда (Newell, Boyd, 1995).

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 20-05-00604 "Интеграция биостратиграфических, хемостратиграфических, палеомагнитных и радиоизотопных данных по перми Северо-Востока Азии как основа межрегиональной корреляции разнофациальных отложений



**Рис.** 1. Местонахождения представителей родов авикулопектиноидей Voluceropecten gen. nov. (кружки) и Vnigripecten Muromzeva (треугольники) на Северо-Востоке России: 1 – Южное Верхоянье, р. Кобюме, левый приток р. Сунтар (верхнее течение р. Индигирка); 2 – Аян-Юряхский антиклинорий, р. Колыма ниже устья р. Детрин; 3–10 – Омолонский массив и его юго-восточное обрамление: 3 – р. Астрономическая, приток р. Левый Кедон, 4 – р. Русская-Омолонская, 5 – верховья р. Худяна, приток р. Большая Ауланджа, 6 – левобережье нижнего течения р. Ледяная, приток р. Синяя (междуречье Большая и Малая Ауланджа), 7 – руч. Крутой, верховья р. Верхний Коаргычан, 8 – междуречье Ирбычан–Коргычан, 9 – руч. Левый и Правый Водопадный, верхнее течение р. Хивач, басс. р. Гижига, 10 – руч. Крутой, приток р. Хивач; 11 – руч. Чистый (Федоровский), приток р. Парень. Пунктиром показан контур Омолонского массива.

Арктики и Циркумпацифики" (палеонтологическая часть) и по госзаданию СВКНИИ ДВО РАН (стратиграфические выводы).

Автор выражает признательность хранителям ЦНИГР музея им. Ф.Н. Чернышова (С.-Петер-

бург) Т.В. Куражевой и Т.М. Кадлец за помощь в работе с рядом коллекций позднепалеозойских двустворок и И.Л. Ведерникову за фотосъемку большинства образцов и макетирование фотоизображений пектинид.



**Рис. 2.** Стратиграфическое положение находок представителей родов авикулопектиноидей Voluceropecten gen. nov. и Vnigripecten Muromzeva на Северо-Востоке России. Сокращения: Лек. – Лекеерский, МСШ – Международная стратиграфическая шкала, ниж. ч. – нижняя часть, РСШ – Региональная стратиграфическая шкала.

#### ОТРЯД PECTINIDA НАДСЕМЕЙСТВО AVICULOPECTINOIDEA MEEK ET HAYDEN, 1864

СЕМЕЙСТВО VOLUCEROPECTINIDAE BIAKOV, FAM. NOV.

Типовой род – Voluceropecten gen. nov.

Диагноз. Раковина резко неравностворчатая, с очень длинными ушками, простираю-

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024

щимися далеко за пределы краев створок; задние ушки длиннее передних; на правой створке вдоль замочного края расположено до 10 удлиненных шипов. Правая створка значительно выпуклая, с тонкими интеркалирующими ребрами двух порядков, примерно одинаковыми по ширине, с неглубоким биссусным вырезом. Левая створка почти плоская, с интеркалирующими ребрами до пяти порядков. Лигамент наружный


Рис. 3. Двустворчатые моллюски родов Voluceropecten gen. nov. и Vnigripecten из средне-верхнепермских отложений Северо-Востока России (Омолонский массив) и США (все изображения, кроме специально отмеченных, даны в натуральную величину): *а*−*л*, *ф* − Voluceropecten volucer (Lutkevich et Lobanova): *a*, *б* − голотип ЦНИГР музей № 28/8448, ядро двустворчатого экземпляра с разобщенными створками и частично сохранившейся раковиной: *а* – со стороны правой створки, *б* – со стороны левой створки, руч. Левый Водопадный, басс. р. Хивач, *в* – экз. ЦНИГР музей № 30/8448, отпечаток правой створки с хорошо заметными шипами на замочном крае, местонахождение и возраст те же; г-е – экз. СВКНИИ № 114/02-06.99, неполное ядро двустворчатого экземпляра с частично сохранившейся раковиной: r – со стороны макушки,  $\partial$  – со стороны правой створки (стрелками показаны: жс – жаберные суспензории, за – задний аддуктор, мл – мантийная линия, пм – педальные мускулы-элеваторы, пр – педальный ретрактор), е – со стороны левой створки, руч. Правый Водопадный, обн. 9, слой 3, сборы автора, 1983 г.; ж – экз. СВКНИИ № 113/02–06.99, ядро левой створки с частично сохранившейся раковиной, местонахождение то же; з – экз. СВКНИИ № 46/02–06.99, ядро правой створки с частично сохранившейся раковиной, местонахождение то же, что и у фиг. a, обн. 8, сл. 4, сборы автора, 1983 г.; u -экз. СВКНИИ № 112/02-06.99, ядро левой створки с частично сохранившейся раковиной, верховья р. Худяна, приток р. Большая Ауланджа, т.н. 1357, сборы Л.Д. Школьного, 1986 г.; к – экз. СВКНИИ № 115/02–06.99, неполное ядро правой створки, руч. Правый Водопадный, обн. 3, слой 2, сборы автора, 1999 г., обозначения см. у фиг. д; л – экз. СВКНИИ № 44/02–06.99, правая створка, р. Русская-Омолонская, обн. 32, пачка 22, сборы автора, 1983 г.; ф – экз. КФУ № 551/47, неполный отпечаток правой створки с частично сохранившейся раковиной, р. Кобюме, левый приток р. Сунтар (верхнее течение р. Индигирка), видно строение замочной площадки с ортоклинным положением связочной ямки; a-6, s – верхи хивачской свиты, верхняя пермь, низы чансинского яруса; колымский надгоризонт, хивачский горизонт, зона по двустворкам Intomodesma costatum, верхняя половина подзоны I. evenicum; *г*-ж, к, л – верхи хивачской свиты, верхи вучапинского яруса; зона по двустворкам I. costatum, нижняя половина подзоны I. evenicum, u – верхи арманджинской свиты, верхи вучапинского – низы чансинского яруса; зона по двустворкам I. costatum,  $\phi$  – верхи привольнинской (имтачанской) свиты, возраст тот же; m-y – Vnigripecten phosphaticus (Girty): *м* − экз. USNM № 140473, левая створка, ×1.3, пачка Мид Пик, формация Фосфория, средняя пермь, Коал Каньон, около г. Коквилл, Вайоминг; н – голотип USNM № 1737, слепок левой створки, ×2, фосфатные слои формации Фосфория, возраст тот же, Томас Форк, Вайоминг; *о* – экз. USNM № 140475, правая створка, ×1.3, местонахождение и возраст те же, что и у фиг. м (все изображения из: Ciriacks, 1963); n – экз. СВКНИИ № 116/02–06.99, ядро правой створки, междуречье Ирбычан — Коргычан, средняя пермь, роудский ярус, бивальвиевая зона Aphanaia dilatata, нижняя часть авландинской свиты, т.н. 5240, сборы В.А. Ковальчука, 1988 г.; р – экз. СВКНИИ № 117/02–06.99, ядро левой створки, местонахождение и возраст те же; с – экз. СВКНИИ № 118/02-06.99, ядро левой створки с участками сохранившейся раковины, руч. Крутой, верховья р. Верхний Коаргычан, низы омолонской свиты, возраст тот же, т.н. 37-10, сборы Н.К. Караваевой, 1979 г.; т экз. СВКНИИ № 119/02–06.99, ядро правой створки с частично сохранившейся раковиной, руч. Крутой, приток р. Хивач, верхи джигдалинской свиты, т.н. 06-10, возраст тот же, сборы Л.Д. Школьного, 1983 г.; у – экз. СВКНИИ № 120/02–06.99, неполное ядро правой створки, левобережье нижнего течения р. Ледяная, приток р. Синяя (междуречье Большая и Малая Ауланджа), нижняя часть авландинской свиты, возраст тот же, сборы Н.К. Караваевой, 1986 г.

аливинкулярный, положение связочной ямки ортоклинное (рис. 3,  $\phi$ ).

Состав. Типовой род.

Сравнение. От семейства Heteropectinidae Beurlen (подсемейство Etheripectininae Waterhouse), с которым Voluceropectinidae сближается по характеру скульптуры створок, отличается обратным их соотношением: более выпуклой правой и уплощенной левой створкой.

З а м е ч а н и я. Посоотношениюстворокновое семейство сходно с мезозойским семейством Охуtomidae Ichikawa, отличаясь очень крупными передними ушками и другим строением лигамента.

#### Род Voluceropecten Biakov, gen. nov.

Vnigripecten: Муромцева, Гуськов, 1984, с. 65 (part.).

Название рода – от названия типового вида.

Типовой вид — Aviculopecten volucer Lutkevich et Lobanova, 1970; верхняя пермь (верхний вучапин — нижний чансин) Северо-Востока России и Новой Земли.

Диагноз. Как у семейства.

Видовой состав. Типовой вид из верхней перми, верхи вучапинского – нижняя половина чансинского яруса Северо-Востока России, и верхней перми Новой Земли.

Замечания. От Vnigripecten Muromzeva, с которым имеет некоторое сходство в характере скульптуры правой створки (многочисленные тонкие радиальные ребрышки двух порядков) отличается обратным соотношением створок (правая створка гораздо более выпуклая, чем левая), интеркалирующими, а не бифуркирующими ребрами на правой створке, бо́льшим числом порядков ребер на левой створке (пять вместо двух) и, как правило, в два-три раза бо́льшими размерами.

#### Voluceropecten volucer (Lutkevich et Lobanova, 1970)

Pecten (Pseudamusium) sp. indet.: Милорадович, 1936, с. 61, 62, табл. IV, фиг. 14.

Aviculopecten volucer: Лобанова, Люткевич, 1970, с. 50, 51, табл. 98, фиг. 4—8; Люткевич, Лобанова, 1971, с. 81, 82, табл. III, фиг. 7—11.

Vnigripecten phosphaticus: Муромцева, Гуськов, 1984, с. 65, 66 (рагt.), табл. 26, фиг. 1, 2, 6, 13 (поп фиг. 3–5, 7–12, 14–17); табл. 27, фиг. 2; табл. 30, фиг. 3, 4. Голотип — ЦНИГР Музей, № 28/8448; ядро двустворчатого экземпляра с разобщенными створками и частично сохранившейся раковиной; Омолонский массив, верховья р. Гижига, руч. Левый Водопадный; верхняя пермь, низы чансинского яруса, колымский надгоризонт, хивачский горизонт, зона по двустворкам Intomodesma costatum, верхняя половина подзоны I. evenicum, верхи хивачской свиты.

Описание (рис. 3, a-n,  $\phi$ ). Раковина от небольшого до крупного для палеозойских пектинид размера, от 40 до 110 мм в длину (вместе с ушками), слабо прозоклинная или почти прямая  $(VC = 75^{\circ} - 85^{\circ})$ , треугольно-округлая, несколько вытянутая в высоту (Д: B = от 0.87-0.97), с очень длинными, вытянуто-треугольными ушками, серповидно изгибающимися при причленении к телу раковины. Замочный край очень длинный, значительно превышает длину основного тела раковины (ДЗК : Д = 1.35-2.0). Передний край раковины значительно выпуклый, умеренной длины, постепенно переходит в длинный, равномерно выпуклый нижний край. Последний также постепенно соединяется с выпуклым, умеренно длинным задним краем.

Раковина неравностворчатая. Правая створка гораздо более выпуклая (ВпПС : B = 0.15-0.23), чем левая (ВпЛС : B = 0,06-0.09). Точка наибольшей выпуклости расположена в нижней части верхней половины створки на одинаковом расстоянии от переднего и заднего краев. Макушки маленькие, не нависающие, слабоприостренные. Макушка левой створки несколько выступает за замочный край, макушка правой – почти не выступает.

Скульптура правой створки представлена очень тонкими интеркалирующими, примерно одинаковыми по ширине, округлыми в поперечном сечении радиальными ребрышками, число которых достигает 12-16 на 1 см у нижнего края, разделенными почти равными им межреберными промежутками; скульптура несколько более ослаблена на заднем поле створки. Интеркаляция происходит на разном расстоянии от макушки. Вдоль замочного края наблюдаются несколько более-менее равномерно расположенных длинных (до 7–8 мм) шипов (у голотипа не менее четырех с каждой стороны от макушки), задними концами направленных от макушки. Шипы имеются, по-видимому, только на правой створке; на нашем материале они сохранились фрагментарно.

Скульптура левой створки представлена радиальными интеркалирующими ребрами пяти порядков, округлыми в поперечном сечении, обычно правильно чередующимися между собой, причем ребра третьего-пятого порядков достигают почти одинаковой толщины у нижнего края раковины. Иногда интеркаляция не очень правильная из-за вставки в некоторых секторах не одного, а двух ребер третьего-четвертого порядков: иногда вставка ребер второго-четвертого порядков происходит ближе к одному из ребер более крупного порядка. Ребра первого порядка (обычно их пять) значительно утолщенные, иногда несут небольшие бугорки, на которых, вероятно, располагались небольшие шипы; чуть меньшие бугорки иногда встречаются и на ребрах второго порядка. Ребра пятого порядка прослеживаются лишь вблизи нижнего края. На обеих створках, как правило, хорошо выражены концентрические линии нарастания, иногда некоторые из них более выступают на раковине (особенно в верхней половине левой створки), образуя относительно правильные концентрические морщины.

Переднее ушко правой створки большое, удлиненно-треугольное, с узким, щелевидным биссусным вырезом. Заднее ушко правой створки также удлиненно-треугольное, но обычно несколько более длинное и несколько более широкое в месте его соединения с основным телом раковины. Ушки покрыты хорошо выраженными концентрическими линиями нарастания и слабой радиальной струйчатостью. Заднее ушко левой створки по форме и величине подобно заднему ушку правой, переднее ушко левой створки крупнее переднего ушка правой. Ушки несут многочисленные тонкие радиальные интеркалирующие ребрышки до трех порядков. На заднем ушке левой створки насчитываются до шести ребрышек первого порядка, на переднем - несколько больше. У некоторых экземпляров на заднем ушке левой створки одно ребро первого порядка гораздо толще остальных, за счет чего сохраняется на ядрах.

На некоторых экземплярах ядер правых створок можно наблюдать отпечатки мускулов и мантийную линию (рис. 3,  $\partial$ ,  $\kappa$ ). Два передних очень маленьких педальных мускула-элеватора расположены вблизи макушки в месте пересечения тела раковины и переднего ушка; задний мускул-замыкатель (аддуктор) крупный, овальный, сдвинут к месту перехода основного тела раковины в заднее ушко. Видны также жаберные суспензории, педальный ретрактор и мантийная линия.

Рa	змеры	В	M M	И	отношения
----	-------	---	-----	---	-----------

	Д (основного	ДУ		D	D	пои	<b></b>	DD	пок п		NG
9K3. №	тела раковины)	П	3	В	Вп	ДЗК	Д:В	ВП : В	дзк:д	МУ	УС
СВКНИИ № 44/02-06.99	42	33	35	43.5	7.2(ПС)	68(ПC)	0.97	0.17	1.62	95°	80°
ПС и ее отпечаток											
СВКНИИ № 45/02—06.99 Неполная ЛС	39	—	>23	41.5	2,5(ЛС)	_	0.94	0.06	-	90°	75°
СВКНИИ № 46/02—06.99	24	22	>18 (~22)	27.5	5(ПC)	>40 (~44)	0.87	0.18	1.83	95°	80°
Ядро ПС с частично											
сохранившейся раковиной											
СВКНИИ № 112/02-06.99		_	19	27	_	_	0.93	_	_	90°	80°
ЛС с частично	25										
сохранившейся ПС											
СВКНИИ № 113/02-06.99											
Ялро ЛС с частично	~33	22	24	36	_	46	0.92	-	~1.39	85°	70°
сохранившейся раковиной											
СВКНИИ № 114/02-06 99	33	-	_	35	8 0(ΠC)	— C	0.94	0.23	_	85°	85°
Неполное ядро ДЭ с частично					0.0(110)			0.23			
сохранившейся раковиной					2.5(IIC)		0.51	0.07			
СВКНИИ № 115/02-06 99					210(010)			0.07			
Неполное ядро ПС	>40	-	-	>45	~10.0	-	-	~0.25	-	90°	_
Голотип ЦНИГРМ	30	19	25	33	5(IIC)	44	0.91	0.15	1.47	90°	75°
Nº 28/8448					5(IIC)			0.15			
Ядро ДЭ с разобщенными											
створками и частично					2.5(TC)			0.00			
сохранившейся раковиной					2.3(JIC)			0.08			
ЦНИГРМ № 30/8448	31	27	35	33.5	7.0(ПC)	62	0.93		2.00	90°	85°
Неполное ядро и целый								0.21			
отпечаток ПС											
ЦНИГРМ № 237/11570	27	-	15.5	28	2.5	_	0.96	0.00	_	90°	75°
Неполное ядро ЛС								0.09			
ЦНИГРМ № 69/5457	38	_	_	40.6	4.5*	_	0.94	0.11*	_	95°	75°
Неполное ядро ПС											

\*С деформацией?

Изменчивость. Изменчивость вида проявляется, в основном, в степени развития раковины в высоту (Д : В = 0.87–0.97), степени длины ушек и степени скошенности раковины (УС =  $75^{\circ}$ – $85^{\circ}$ ). Варьирует также скульптура раковины: у некоторых экземпляров ребра первого порядка на левой створке гораздо толще, чем другие, и интеркаляция не такая правильная, как у голотипа.

Замечания. От Vnigripecten phosphaticus (Girty, 1910) из средней перми [по современным данным (Davydov et al., 2016) – роудский-кепитенский ярус] Северной Америки (формация Фосфория), роудских отложений Омолонского массива, о-ва Колгуев и Северной Земли отличается обратным соотношением выпуклости створок, более длинными ушками, гораздо более отчетливо выраженными ребрами первого порядка, более четкой соподчиненностью разных порядков и гораздо большим числом порядков (пять против двух у V. phosphaticus) ребер на левой створке. Кроме того, на правых створках у V. volucer ребра также интеркалируют, а не бифуркируют. Также описываемый вид имеет, как правило, гораздо бо́льшие (более чем в два раза) размеры.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024

Распространение. Верхняя пермь Новой Земли (верхняя часть шадровской свиты); верхи вучапинского – низы чансинского яруса, колымский надгоризонт, хивачский горизонт; бивальвиевая подзона Intomodesma evenicum Северо-Востока России: Южное Верхоянье [верхи привольнинской (имтачанской) свиты], Аян-Юряхский антиклинорий (нижняя часть старательской свиты), Омолонский массив и его юго-восточное обрамление (верхи хивачской и арманджинской свит).

Материал. Около 40 ядер обеих створок, ядер двустворчатых экземпляров, часто с сохранившейся раковиной, а также многочисленные отпечатки удовлетворительной и хорошей сохранности из нескольких местонахождений.

# СЕМЕЙСТВО HETEROPECTINIDAE BEURLEN, 1954

Род Vnigripecten Muromzeva, 1984, emend. nov.

Vnigripecten: Муромцева, Гуськов, 1984, с. 65 (part.); Newell, Boyd, 1995, с. 44.

Типовой вид – Aviculopecten phosphaticus Girty, 1910; средняя пермь Северной Америки.

Диагноз. Раковина небольшая, обычно до 30 мм в длину, от округлой до овоидной, неравностворчатая, от аклинной до прозоклинной, с длинными крупными ушками на правой створке и гораздо более короткими – на левой. Правая створка слабовыпуклая, с отчетливым биссусным вырезом. Ее скульптура представлена многочисленными тонкими ребрышками, иногла бифуркирующими вблизи нижнего края раковины. Левая створка значительно более выпуклая, чем правая. Ее скульптура – интеркалирующие ребра двух порядков, ребра первого порядка несколько более утолщенные. Вдоль замочного края правой створки присутствуют около 10 шипов размером более 4 мм, уменьшающихся в размерах к макушке и направленных косо от нее. Лигамент наружный аливинкулярный, связочная ямка ортоклинная.

Видовой состав. Типовой вид.

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Астафьева М.М.* К ревизии Aviculopectinidae и Deltopectinidae (Bivalvia) // Палеонтол. журн. 1995. № 2. С. 30–40.

Бяков А.С. Новая зональная схема пермских отложений Северо-Востока Азии по двустворчатым моллюскам. Статья 1. Зональное расчленение // Тихоокеан. геол. 2012. Т. 31. № 5. С. 13–40.

*Каширцев А.С.* Полевой атлас фауны пермских отложений Северо-Востока СССР. М., 1959. 85 с.

*Лобанова О.В., Люткевич Е.М.* Описание видов. Класс Bivalvia // Полевой атлас пермской фауны и флоры Северо-Востока СССР. Магадан: Магаданское кн. изд-во, 1970. С. 42–63.

*Люткевич Е.М., Лобанова О.В.* Верхнепермские пластинчатожаберные моллюски бассейна р. Гижиги // Вопросы палеонтологии. Т. 6. Л.: ЛГУ, 1971. С. 73–96.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. четвертое. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2004. 223 с. *Милорадович Б.В.* Нижнепермская фауна острова Междушарского (южный остров Новой Земли) // Тр. Арктич. ин-та. Геол. 1936. Т. 37. С. 37–82. *Муромцева В.А.* Двустворчатые моллюски // Пермские отложения Новой Земли. Л.: Наука, 1981. С. 26–51.

*Муромцева В.А., Гуськов В.А.* Пермские морские отложения и двустворчатые моллюски Советской Арктики. Л.: Недра, 1984. 208 с.

*Невесская Л.А., Попов С.В., Гончарова И.А. и др.* Двустворчатые моллюски России и сопредельных стран в фанерозое. М.: Научный мир, 2013. 524 с.

*Carter J.G., Altaba C.R., Anderson L.C. et al.* A synoptical classification of the Bivalvia (Mollusca) // Paleontol. Contrib. 2011.  $\mathbb{N}$  4. P. 1–48.

*Ciriacks K.W.* Permian and Eotriassic bivalves of the Middle Rockies // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1963. V. 125. Art. 1. 99 p.

*Davydov V.I., Crowley J.L., Schmitz M.D., Snyder W.S.* New U–Pb constraints identify the end-Guadalupian and possibly end-Lopingian extinction events conceivably preserved in the passive margin of North America: implication for regional tectonics // Geol. Mag. 2016. V. 155. № 1. P. 119-131.

*Fang Zong-jie, Morris N.J.* On the genera Aviculopecten and Heteropecten // Acta Palaeontol. Sin. 1999. V. 38.  $N_{\odot}$  2. P. 147–154.

*Girthy G.H.* Fauna of the Phosphate beds of the Park City formation in Idaho, Wyoming and Utah // Bull. U.S. Geol. Surv. 1910.  $\mathbb{N}$  436. 82 p.

Hautmann M., Friesenbichler E., Grădinaru E. et al. New Triassic Aviculopectinoidea (Bivalvia), with notes on the taxonomic concept of the superfamily // J. Paleontol. 2020. V. 95.  $\mathbb{N}$  2. P. 291–297.

*Newell N.D., Boyd D.W.* Pectinoid bivalves of the Permian-Triassic crisis // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1995. № 227. 95 p.

*Waterhouse J.B.* Late Paleozoic Brachiopoda and Mollusca from Wairaki Downs, New Zealand // Earthwise. 2001. V. 3. 195 p.

*Waterhouse J.B.* Aspects of the evolutionary record for fossils of the bivalve subclass Pteriomorphia Beurlen // Earthwise. 2008. V. 8. 220 p.

*Waterhouse J.B.* Early Permian Conulariida, Brachiopoda and Mollusca from Homevale, Central Queensland // Earthwise. 2014. V. 11. 390 p.

# New Genus *Voluceropecten* and Family Voluceropectinidae of Late Permian Pectinids of the Boreal Superrealm

# A. S. Biakov

North-East Interdisciplinary Scientific Research Institute n.a. N.A. Shilo, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia

Based on the re-examination of the previously established species *Aviculopecten volucer* Lutkevich et Lobanova of the Late Permian (Late Wuchiapingian-Early Changhsingian) pectinids, which was considered a synonym of the Middle Permian *Vnigripecten phosphaticus* (Girty), the independence of both species is shown. Features of the peculiar shell morphology and sculpture of *Aviculopecten volucer* make it possible to describe the new genus *Voluceropecten* gen. nov. and the monospecific family Voluceropectinidae fam. nov. A corrected diagnosis of the genus *Vnigripecten* Muromzeva is given.

Keywords: pectinoid bivalves, family Voluceropectinidae fam. nov., genus Voluceropecten gen. nov., genus Vnigripecten, Middle and Upper Permian, Boreal Superrealm

УДК 564.53:551.762.2(470.40/.43)

# РОД ALATYROCERAS GEN. NOV. (AMMONOIDEA: CARDIOCERATIDAE, ARCTOCEPHALITINAE) ИЗ ВЕРХНЕГО БАТА (СРЕДНЯЯ ЮРА) РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

© 2024 г. В. В. Митта<sup>*a*, *b*, \*</sup>

<sup>а</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

<sup>b</sup>Череповецкий государственный университет, Череповец, 162602 Россия

\*e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 07.11.2023 г. После доработки 20.11.2023 г. Принята к публикации 20.11.2023 г.

Установлен новый род Alatyroceras, в объеме видов А. nageli (Mitta) (тип рода), А. keuppi (Mitta), А. efimovi (Mitta) и А. infimum (Gulyaev et Kisselev), характеризующих в Центральной России интервал, сопоставляемый с зонами Variabile и Calyx верхнего бата Восточной Гренландии. По уточненным данным, зона Keuppi Русской платформы понимается в объеме фаунистических горизонтов (снизу вверх) efimovi, nageli и keuppi. Род Alatyroceras [M] завершает филолинию Arcticoceras → Alatyroceras в подсем. Arctocephalitinae; название Costacadoceras Rawson общее для всех микроконхов подсемейства.

Ключевые слова: аммониты, Arctocephalitinae, Cadoceratinae, средняя юра, верхний бат, биостратиграфия, Центральная Россия

DOI: 10.31857/S0031031X24020045, EDN: FIIFES

### **ВВЕДЕНИЕ**

Четверть века назад автором этой статьи было начато изучение аммонитов и биостратиграфии верхнего бата европейской части России, в первую очередь в Среднем Поволжье (Митта, Стародубцева, 1998; Митта, Ефимов, 2004; Митта. 2004, 2008, 2014, 2015 и др.). Среди этих публикаций была статья (Mitta, 2005) с описанием позднебатских Cardioceratidae, в т.ч. впервые установленных на Русской платформе восточно-гренландских Cadoceras calyx Spath и C. apertum Callomon et Birkelund, а также отнесенных к роду Paracadoceras новых видов P. keuppi Mitta, P. nageli Mitta и P. efimovi Mitta. Интервал распространения видов, отнесенных к Paracadoceras, а также Cadoceras calyx и сопутствующих представителей рода Kepplerites (сем. Kosmoceratidae) был предложен в качестве новой зоны Кеиррі, в объеме фаунистических горизонтов (снизу вверх): Paracadoceras nageli, P. keuppi, Kepplerites aff. peramplus, K. vardekloeftensis (Митта, 2005; Mitta, 2005). Видовой состав позднебатских Kepplerites Русской платформы был уточнен позднее (Митта, 2008).

Все последующие годы полевые поездки на разрезы верхнего бата Центральной России не прекращались, хотя в последнее десятилетие в основном сводились к мониторингу открытых ранее местонахождений и пополнению палеонтологического материала. Это привело, в частности, к первым находкам верхних челюстей позднебатских Kosmoceratidae (Mitta, Mironenko, 2021) – ранее из верхнего бата были описаны лишь их аптихи, трактуемые как нижние челюсти (Митта, 2009б).

Параллельно анализировались материалы по аммонитам батского яруса Восточной Гренландии, преимущественно собранные Дж. Калломоном и его предшественниками, с которыми автор знакомился лично, в ходе нескольких посещений Геологического музея (ныне Музей естественной истории) Копенгагена; изучались также сборы последних лет П. Альсена. Первые результаты были изложены на различных научных конференциях (Митта, Альсен, 2013; Mitta, Alsen, 2014), однако из-за занятости авторов в других проектах дальнейшая работа по этой теме была приостановлена. В настоящей статье представлены уточненные данные по систематике и стратиграфическому распространению аммонитов подсем. Arctocephalitinae верхнего бата Центральной России. Оригиналы хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. № 5029.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Аммониты, описанные как Paracadoceras keuppi и P. nageli, были изначально найдены на разных уровнях двух местонахождений Мордовии (Алатырь I и Алатырь II) (рис. 1), в достаточном числе экземпляров, что позволило обоснованно установить одноименные фаунистические горизонты. Вид P. efimovi был описан по голотипу и небольшому фрагменту, найденным в местонахождении Алатырь II в низах разреза.

В последние годы, в связи с возобновившейся выемкой песка для местных нужд, хорошо обновлялся разрез Алатырь I, особенно в 2018 и 2022 гг. В нижней части этого обнажения (рис. 2), вполне определенно ниже находок P. nageli, были найдены раковины P. efimovi. Новые находки раковин этого вида были сделаны также в низах разреза Алатырь II, также ниже уровня первых находок P. nageli. Соответственно, интервал этих находок выделяется здесь как фаунистический горизонт efimovi, нижний в последовательности фаунистических горизонтов зоны Keuppi, установленных по кардиоцератидам (efimovi  $\rightarrow$  nageli  $\rightarrow$  keuppi) (рис. 2).

Все описанные в 2005 г. виды сем. Cardioceratidae были отнесены автором к подсемейству Cadoceratinae Hyatt, 1900. Но уже в этой работе предполагалась принадлежность среднерусских Paracadoceras к подсемейству Arctocephalitinae Meledina, 1968: "the combination of morphological characters and stratigraphic distribution of the new species suggests their assignment to a short, possibly very short, evolutionary trend at the point of divergence of arctocephalitins and cadoceratins. This cardioceratid lineage existed in the Central Russian Bathonian Sea along with typical cadoceratins (Cadoceras calyx) and apparently completed its existence during this stage" (Mitta, 2005, с. S635). Позднее был сделан вывод, что "род Paracadoceras завершает филетическую линию Cranocephalites  $\rightarrow$  Arctocephalites  $\rightarrow$  Arcticoceras  $\rightarrow$  Paracadoceras и должен рассматриваться в подсемействе Arctocephalitinae" (Митта, 2016, с. 50).

С течением времени, в связи с упомянутым выше изучением восточно-гренландского мате-



**Рис.** 1. Схема расположения типовых местонахождений видов рода Alatyroceras: *a* – обзорная (цифрами обозначены: 1 – разрезы Алатырь I и Алатырь II в Мордовии, 2 – разрез у д. Просек в Нижегородской обл.), *δ* – детальная (I – разрез Алатырь I, II – разрез Алатырь I, II – разрез Алатырь II).



**Рис. 2.** Часть обнажения Алатырь I (фото автора, 2022 г.); слева показаны интервалы фаунистических горизонтов: I – efimovi, II – nageli, III – keuppi.

риала, а также новыми публикациями коллег по бат-келловейским кардиоцератидам, возникли сомнения в правильности отнесения среднерусских видов к роду Paracadoceras Crickmay, 1930. Большинство современных исследователей причисляет этот род к подсемейству Cadoceratinae, включая в него преимущественно таксоны, несомненно относящиеся к кадоцератинам. При этом в части публикаций Paracadoceras считается самостоятельным родом (Poulton, 1987; Гуляев, 2007, 2011, 2012), в других — подродом рода Cadoceras (Меледина, 1977; Гуляев, 2001; Howarth, 2017; Киселев, 2022).

Голотип типового вида рода Paracadoceras, P. harveyi Crickmay (Crickmay, 1930, табл. 16, фиг. 1, 2; переизображен в: Imlay, 1953, табл. 43, фиг. 12; Arkell, 1957, c. L302, рис. 368.1; Frebold, 1964b, табл. XL, фиг. 3; Howarth, 2017, рис. 52.2), происходит из пограничного бат—келловейского интервала Западной Канады (Британская Колумбия). Изучавшие этот экземпляр исследователи находят его сохранность неудовлетворительной для диагностики (Callomon, 1984, c. 149; Poulton, 1987, c. 57); жилая камера голотипа занимает 7/8 наружного оборота (личное сообщение канадских коллег Л. Лонгридж и П. Смита: Mitta, 2005, c. S533). Вид Р. harveyi был описан только по голотипу; его микроконхи достоверно не установлены.

Некоторые отечественные исследователи относят виды, описанные мною в роде Paracadoceras, к Catacadoceras Bodylevsky, 1960, понимаемому ими как подрод рода Cadoceras (Меледина, 1994, 1999; Киселев, Рогов, 2007а, б; Киселев, 2022) или как подрод рода Paracadoceras (Гуляев, 2022) или как подрод рода Paracadoceras (Гуляев, 2011). Лектотип<sup>1</sup> типового вида Catacadoceras, C. laptievi Bodylevsky (Бодылевский, 1960, табл. I, фиг. 1, табл. II, фиг. 1; переизображен в: Howarth, 2017, рис. 52.1) происходит из пограничного бат—келловейского интервала побережья моря Лаптевых. Это "типичный Cadoceras", как указывает автор вида (Бодылевский, 1960, с. 64), с жилой камерой, занимавшей, по-видимому, почти полный оборот.

Т. Пултон (Poulton, 1987) при описании новых находок Cadoceras barnstoni (Meek, 1859) из верхов бата севера Юкона (Канада), высказал предположение, что это название является старшим субъективным синонимом Cadoceras (Catacadoceras) laptievi Bodylevsky. Мнение Пултона

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Обозначен здесь; ошибочно указан в ревизованном издании "Treatise ..." (Howarth, 2017, с. 69) как голотип (типовая серия насчитывала три экземпляра, голотип В.И. Бодылевским обозначен не был).

поддержали и другие исследователи (Меледина, 1991; Киселев, 2022; Шамонин и др., 2023). Голотип С. barnstoni (Meek, 1859, табл. 2, фиг. 1–3; переизображен: Frebold, 1964а, табл. VIII, фиг. 3; Frebold, 1964b, табл. XXXIX, фиг. 3) происходит из пограничного бат-келловейского интервала бассейна р. Маккензи (Канада), и представлен фрагмоконом с начальной частью жилой камеры. Однако в работе Пултона изображена взрослая раковина С. barnstoni (Poulton, 1987, табл. 25, фиг. 1), с жилой камерой, занимающей 0.8 оборота.

Одной из основных причин разнесения среднерусских позднебатских кардиоцератид по разным родам (Mitta, 2005), а позднее и по разным подсемействам (Митта, 2016), были отчетливые различия в длине жилой камеры взрослых раковин. У видов "Paracadoceras" keuppi, "P." nageli и "P." efimovi она равняется 0.5–0.6 оборота (рис. 3), хотя у не достигших полной зрелости раковин она может варьировать в небольших пределах (табл. II, фиг. 4, 5; табл. III, фиг. 1, 6). У среднерусских представителей Cadoceras calyx и C. apertum, как и у экземпляров типовых серий этих видов из Восточной Гренландии (Spath, 1932; Callomon, Birkelund, 1985), взрослая жилая камера занимает около 0.9 оборота (рис. 4). Длинная, занимающая почти полный оборот жилая камера характерна также для взрослых раковин раннекелловейских макроконхов Cadoceras (Митта, 2000). Как показано выше, длинная жилая камера характерна и для типовых видов Paracadoceras и Catacadoceras.

Напротив, короткая жилая камера (0.5–0.7 оборота) характерна для взрослых раковин Arcticoceras (Callomon, Birkelund, 1985, табл. I, фиг. 1, рис. 9; Callomon, 1993, рис. 3; Митта, 2009а, табл. I, фиг. 2; Mitta et al., 2015, рис. 5.3; Шамонин и др., 2023, табл. IV, фиг. 1, 2; здесь, рис. 5, б). Таким образом, по этому признаку обсуждаемые среднерусские виды ("Paracadoceras" keuppi, "P." nageli и "P." efimovi) гораздо ближе к Arcticoceras (подсем. Arctocephalitinae), чем к Cadoceras и его производным (подсем. Cadoceratinae).



**Рис. 3.** Голотипы видов Alatyroceras gen. nov. (× 0.5):  $a, \delta - A$ . keuppi (Mitta); e, e - A. nageli (Mitta);  $\partial - 3 - A$ . efimovi (Mitta). Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (\*) отмечено начало жилой камеры.



**Рис. 4.** Позднебатские макроконхи рода Cadoceras из бассейна р. Алатырь ( $\times 0.5$ ): *a*,  $\delta - C$ . calyx Spath; *b*, e - C. apertum Callomon et Birkelund. Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (\*) отмечено начало жилой камеры.



**Рис. 5.** Arcticoceras cranocephaloide Callomon et Birkelund: *а* – микроконх [= Costacadoceras sp.], жилая камера с отпечатком фрагмокона, длина масштабной линейки 10 мм; *б* – выборка макроконхов, снимок вне масштаба; Восточная Гренландия, зона Cranocephaloide; Копенгагенский музей естественной истории, колл. Дж. Калломона и Т. Биркелунд; определения Дж. Калломона; фото автора.

Микроконхи как батских, так и келловейских Cadoceratinae (формально относимых к родам Pseudocadoceras Buckman, 1918 и Novocadoceras Sasonov, 1965), достигают диаметра 35–40 мм; длина взрослой жилой камеры варьирует в пределах 0.75–0.9 оборота. На рис. 6 представлена выборка микроконхов Cadoceras falsum Voronetz, у которых, в зависимости от степени зрелости, жилая камера занимает от 0.75 оборота до почти полного оборота. Кроме относительно неболь-

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024



Рис. 6. Pseudocadoceras ex gr. mundum (Sasonov) (микроконхи Cadoceras falsum Voronetz) сбоку и с вентральной стороны:  $a, \delta - \mathfrak{s} \mathfrak{s}$ . ПИН, № 5029/193;  $a, \epsilon - \mathfrak{s} \mathfrak{s}$ . ПИН, № 5029/191;  $d, \epsilon - \mathfrak{s} \mathfrak{s}$ . ПИН, № 5029/194;  $\mathfrak{K}, \mathfrak{s} - \mathfrak{s} \mathfrak{s}$ . ПИН, № 5029/190;  $u, \kappa - \mathfrak{s} \mathfrak{s}$ . ПИН, № 5029/163;  $n, M - \mathfrak{s} \mathfrak{s}$ . ПИН, № 5029/192; Чувашия, Порецкий р-н, карьер у с. Порецкое; нижний келловей, зона Elatmae, фаунистический горизонт falsum. Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (\*) отмечено начало жилой камеры.

ших размеров и длинной жилой камеры, для микроконхов Cadoceratinae (родов Cadoceras, Cadochamoussetia, Chamoussetia и др.) характерны тесно расположенные ребра и как тренд – сужение вентральной стороны.

Микроконхи, ассоциированные с видами рода Arcticoceras и относящиеся к роду Costacadoceras Rawson, 1982, достигают диаметра 50–60 мм (Rawson, 1982, табл. 1, фиг. 1, 2, 7, 8, 13, 14; Callomon, Birkelund, 1985, табл. I, фиг. 2; Mitta et al., 2015, рис. 6.1; здесь, рис. 4, *a*); взрослая жилая камера занимает около 0.6 оборота. Выборка из шести экземпляров Costacadoceras bluethgeni Rawson (Rawson, 1982, табл. 1) ясно показывает тенденцию к разрежению ребер; вентральная сторона раковин округлая, без всякого намека на сужение.

Микроконхи, встреченные совместно с макроконхами, описанными автором как "Paracadoceras" keuppi, "P." nageli и "P." efimovi, достигают диаметра 60 мм; жилая камера взрослых раковин занимает 0.5–0.6 оборота. Ребра на жилой камере разреженные, вентральная сторона обычно округлая (табл. II, фиг. 1–3; табл. III, фиг. 2, 3, 5, 7); лишь у одного фрагмента (табл. III, фиг. 4), происходящего из верхов разреза, выражено сужение вентральной стороны. Таким образом, микроконхи, ассоциированные с обсуждаемыми видами, подтверждают их принадлежность к подсем. Arctocephalitinae. Из изложенного выше ясно, что первоначальное отнесение этих видов к Paracadoceras (Mitta, 2005) было ошибочным, а предположение, что это дериваты Arcticoceras (Митта, 2016), правильным.

Выраженные отличия от типичных представителей рода Arcticoceras позволяют установить новый, эндемичный для Среднерусского юрского бассейна род Alatyroceras gen. nov., объединяющий последовательные макроконховые виды A. efimovi (Mitta), A. nageli (Mitta), A. keuppi (Mitta). Accoциированные с Alatyroceras микроконхи, учитывая сложившуюся систему ранних Cardioceratidae, предпочтительно рассматривать в роде Costacadoceras; это название логично применять ко всем микроконхам подсем. Arctocephalitinae.

Филолинию макроконхов efimovi → nageli → keuppi, по-видимому, завершает описанный из верхнего бата местонахождения у д. Просек Нижегородской обл. (рис. 1, *a*) А. infimum (Gulyaev et Kisselev) (голотип: Гуляев, Киселев, 1999, табл. I, фиг. 1; Гуляев, 2001, табл. I, фиг. 5). Этот вид ассоциирован с микроконхами Costacadoceras pisciculus Gulyaev (голотип: Гуляев, 1997, табл. V, фиг. 2; Гуляев, Киселев, 1999, табл. I, фиг. 3).

К сожалению, эта диморфная пара<sup>2</sup> до настоящего времени изучена недостаточно в связи с отсутствием взрослых экземпляров с полной жилой камерой. Кроме того, почти все экземпляры типовой серии (в т.ч. голотип) вида, описанного первоначально как Cadoceras (Catacadoceras) infimum, как было указано позднее, происходят из конкреций, найденных не in situ (Киселев, Рогов, 2007а, с. 43). Уровень находок типовой серии Costacadoceras pisciculus первоначально был указан как "нижний келловей. граница зон elatmae и calloviense" (Гуляев, 1997, с. 39). Более поздние находки (Киселев, Рогов, 2007а, табл. III, фиг. 3-9) не добавили ясности в характеристику указанных видов – они представлены фрагмоконами лишь с начальной частью жилой камеры и очень небольшими фрагментами жилых камер.

Важно отметить, что из того же интервала разреза Просек, где найдены раковины infimum [M] и pisciculus [m], указываются Cadoceras cf. calyx Spath (Киселев, Рогов, 2007а). Очень сходная (в т.ч. по размерам) с голотипом вида Alatyroceras infimum раковина была определена из верхов разреза Алатырь II Мордовии (Mitta, 2005, табл. 7, фиг. 5) как Paracadoceras sp.; из этого же интервала могут происходить Cadoceras calyx, описанные мною (Ibid.) по сборам В.М. Ефимова, не имеющим точной привязки к разрезу.

С учетом совместного распространения видов-индексов, среднерусская зона Infimum (Гуляев, Киселев, 1999) является эквивалентом восточно-гренландской зоны Calyx (Дж. Калломон и Т. Биркелунд в: Surlyk et al., 1973), как это было уже указано Д.Н. Киселевым и М.А. Роговым (2007а, б), и название Infimum является излишним синонимом. В то же время, для недавнего предложения заменить название среднерусской зоны Keuppi на Variabile (Киселев, 2022) нет оснований, так как восточно-гренландский вид Cadoceras variabile Spath не найден в юрских отложениях Русской платформы.

Полагаю оптимальным решением для обсуждаемой части зональной схемы верхнего бата бореальной шкалы принять в целом предложение Киселева и Рогова (2007б, табл. 5), где для Европейской России показаны зоны Кеиррі и Calyx. При этом нижняя граница зоны Keuppi oпределяется первым появлением Alatyroceras efimovi, а верхняя — первым появлением A. infimum и Cadoceras calyx.

### ОПИСАНИЕ ТАКСОНА

# НАДСЕМЕЙСТВО STEPHANOCERATOIDEA NEUMAYR, 1875

### СЕМЕЙСТВО CARDIOCERATIDAE SIEMIRADZKI, 1891 ПОДСЕМЕЙСТВО ARCTOCEPHALITINAE MELEDINA, 1968

#### Род Alatyroceras Mitta, gen. nov.

Название рода — по р. Алатырь, в бассейне которой расположено типовое местонахождение трех его видов (разрез Алатырь II).

Типовой вид — Paracadoceras nageli Mitta, 2005; Среднее Поволжье, Республика Мордовия, междуречье рек Алатырь и Инсар; верхний бат, зона Keuppi.

Диагноз. Род макроконховый. Раковины среднего размера, достигают 110—120 мм в диаметре. На взрослой стадии обороты варьируют от вздутых до очень сильно вздутых; форма сечения — от округлого и округло-трапециевидного до поперечно-овального. Пупок широкий, реже умеренно широкий; пупковая стенка спадает почти отвесно. Жилая камера занимает 0.5—0.6 оборота; устье простое, с козырьковидным вентральным выростом, на ядре выражен предустьевой пережим.

Ребра равномерно рельефные, преимущественно двураздельные, реже простые и вставные, еще реже трехраздельные, пересекают бока и вентральную сторону с наклоном вперед; точка ветвления расположена около середины боковых сторон. С возрастом первичные ребра становятся более приподнятыми, ветви могут ослабляться и в конце жилой камеры трансформироваться в морщины. В приустьевой части жилой камеры взрослых раковин обычно ослабляются и первичные ребра.

Видовой состав. Кроме типового вида, А. keuppi (Mitta), А. efimovi (Mitta) и А. infimum (Gulyaev et Kisselev) из верхнего бата (зоны Кеuppi и Calyx) Центральной России (Среднее Поволжье).

Сравнение. От предковых Arcticoceras описываемый род хорошо отличается вздутыми оборотами с низким сечением, гораздо более широким пупком. Кроме того, у Alatyroceras gen. nov. скульптура сохраняется и на взрослой жилой камере, что характерно лишь для последних представителей Arcticoceras; это является дополнительным обоснованием филолинии Arcticoceras → Alatyroceras.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> За все эти годы автору при всем желании не удалось ознакомиться с типовым материалом по этим двум видам.

Замечания. Микроконхи в роде Costacadoceras; их взрослые раковины достигают 60 мм в диаметре, обороты средней толщины, обычно округлого сечения, устье с длинным и приостренным вентральным выступом.

От других одновозрастных представителей сем. Cardioceratidae, рода Cadoceras, описываемый таксон отличается короткой жилой камерой взрослых раковин и скульптурой, обычно хорошо выраженной вплоть до конечного устья.

\*\*\*

В полевых работах на обнажениях бата Среднего Поволжья на протяжении многих лет принимали участие И.А. Стародубиева (Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского РАН, Москва), В.В. Костылева (Геологический ин-т РАН, Москва), О. Нагель (О. Nagel, Радеберг, Германия), Ш. Гребенштайн (S. Gräbenstein, Бодельсхаузен, Германия), В. Пиркль (V. Pirkl, Герлинген, Германия) и многие другие мои друзья и коллеги. Ныне покойный Дж. Калломон знакомил меня со своими обширными коллекциями из бореального бата Восточной Гренландии при первом моем посещении Геологического музея Копенгагена; дружеские дискуссии с ним оказали существенное влияние на формирование моих взглядов на систему Cardioceratidae и не только. Замечания рецензентов, Т.Б. Леоновой и С.В. Николаевой (ПИН РАН, Москва), позволили значительно улучшить текст и дополнить иллюстративный материал. Автор искренне благодарен всем, кто способствовал подготовке этой работы.

#### \*\*\*

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН и, частично, за счет средств бюджета Череповецкого государственного ун-та. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бодылевский В.И.* Келловейские аммониты Северной Сибири // Зап. Ленингр. горн. ин-та. 1960. Т. 37. С. 49–82.

*Гуляев Д.Б.* Новые аммониты семейства Cardioceratidae из нижнего келловея Русской платформы // Палеонтол. журн. 1997. № 1. С. 37–41.

*Гуляев Д.Б.* Инфразональная аммонитовая шкала верхнего бата-нижнего келловея Центральной России // Стратигр. Геол. корреляция. 2001. Т. 9. № 1. С. 68–96.

*Гуляев Д.Б.* Новые данные по биостратиграфии отложений верхнего бата и нижнего келловея опорного разреза Чуркинская Щелья (р. Пижма, бассейн Печоры) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2007. С. 49–58.

*Гуляев Д.Б.* Эволюция аммонитов рода Paracadoceras и инфразональная корреляция пограничных отложений бата и келловея бореальных районов // Палеонтология, стратиграфия и палеогеография мезозоя и кайнозоя бореальных районов. Т. І. Мезозой. Новосибирск: ИНГГ СО РАН, 2011. С. 74–78.

*Гуляев Д.Б.* К ревизии аммонитов рода Paracadoceras (Cardioceratidae) из верхнего бата и нижнего келловея Восточной Гренландии // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 3. М.: ПИН РАН, 2012. С. 69–72.

*Гуляев Д.Б., Киселев Д.Н.* Бореальный морской верхний бат Среднего Поволжья (аммониты и стратиграфия) // Стратигр. Геол. корреляция. 1999. Т. 7. № 3. С. 79–94.

*Киселев Д.Н.* Аммониты и инфразональная стратиграфия бореального и суббореального бата и келловея. М.: Геос, 2022. 667 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 628).

Киселев Д.Н., Рогов М.А. Стратиграфия пограничных отложений бата и келловея в разрезе у с. Просек (Среднее Поволжье). Статья 1. Аммониты и инфразональная стратиграфия // Стратигр. Геол. корреляция. 2007а. Т. 15. № 5. С. 74–106.

Киселев Д.Н., Рогов М.А. Последовательность аммонитов в пограничных горизонтах бата и келловея в Среднем Поволжье // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Ярославль: изд-во ЯГПУ, 20076. С. 102–120.

*Меледина С.В.* Аммониты и зональная стратиграфия келловея Сибири. М.: Наука, 1977. 276 с.

*Меледина С.В.* Зональная схема "бореального бата" – нижнего келловея Сибири // Детальная стратиграфия и палеонтология юры и мела Сибири. Новосибирск: Наука, 1991. С. 125–154 (Тр. ин-та геол. и геофиз. СО РАН. Вып. 769).

*Меледина С.В.* Бореальная средняя юра России (аммониты и зональная стратиграфия байоса, бата и келловея). Новосибирск: Наука, 1994. 184 с.

*Меледина С.В.* Аммониты из бореального верхнего бата острова Котельный // Геол. и геофиз. 1999. Т. 40. № 10. С. 1397–1404.

*Митта В.В.* Аммониты и биостратиграфия нижнего келловея Русской платформы // Бюлл. КФ ВНИГ-НИ. 2000. № 3. 144 с.

*Митта В.В.* К эволюции аммонитов и стратиграфии пограничных отложений бата и келловея в бассей-

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024

не Волги // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М.: ПИН РАН, 2004. С. 125–136.

*Митта В.В.* Зона Paracadoceras keuppi – новая зона верхнего бата Русской платформы // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: ГИН РАН, 2005. С. 158–160.

*Митта В.В.* Род Kepplerites Neumayr et Uhlig (Kosmoceratidae, Ammonoidea) в пограничных отложениях бата и келловея (средняя юра) Русской платформы // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 7–14.

*Митта В.В.* Верхний байос и нижний бат бассейна Печоры и бореально-тетическая корреляция // Стратигр. Геол. корреляция. 2009а. Т. 17. № 1. С. 77–87.

*Митта В.В.* Первые находки аптихов в верхнем бате Русской платформы // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков: морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. М.: ПИН РАН, 2009б. С. 66–68.

*Митта В.В.* К биостратиграфии верхнего бата Русской платформы // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Саратов: СГТУ, 2014. С. 91–100.

*Митта В.В.* К филогении среднеюрских Arctocephalitinae и Cadoceratinae (Cardioceratidae, Ammonoidea) // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. М.: ПИН РАН, 2015. С. 32–35.

*Митта В.В.* О филогении ранних Cardioceratidae (Ammonoidea) и среднерусских представителях Cadoceratinae на рубеже бата и келловея // Палеонтол. журн. 2016. № 4. С. 42–51.

*Митта В.В., Альсен П.* Аммониты и зональная шкала батского яруса Гренландии // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Тюмень: ЗапСибНИИГГ; Екатеринбург: ИздатНаукаСервис, 2013. С. 149–151.

*Митта В.В., Ефимов В.М.* О батской макрофауне из бассейна р. Алатырь // Палеострат-2004: Годичн. собр. секции палеонтол. МОИП. Прогр. и тез. докл. М.: ПИН РАН, 2004. С. 23–24.

*Митта В.В., Стародубцева И.А.* Полевые работы 1998 г. и биостратиграфия нижнего келловея Русской платформы // Vernadsky Museum–Novit. 1998. № 2. 20 с.

Шамонин Е.С., Князев В.Г., Дзюба О.С. Слои с Catacadoceras barnstoni и проблема разграничения среднего и верхнего подъярусов батского яруса на севере Сибири // Стратигр. Геол. корреляция. 2023. Т. 31. № 4. С. 61–86.

*Arkell W.J.* Jurassic ammonitina // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. L. Mollusca. N.Y.-Lawrence, 1957. P. 232–344.

*Callomon J.H.* A review of the biostratigraphy of the post-Lower Bajocian Jurassic ammonites of the western and northern North America // Geol. Assoc. Canada. Spec. Pap. 1984. V. 27. P. 143–174.

*Callomon J.H.* The ammonite succession in the Middle Jurassic of East Greenland // Bull. Geol. Soc. Denmark. 1993. V. 40. P. 83–113.

*Callomon J.H., Birkelund T.* Description of three new species. Appendix in: Callomon J.H. The evolution of the Jurassic ammonite family Cardioceratidae // Palaeontology. Spec. Pap. 1985. V. 33. P. 78–86.

*Crickmay C.H.* Fossils from Harrison Lake area, British Columbia // Bull. Nat. Mus. Canada. 1930. V. 63. P. 33–113.

*Frebold H*. The Jurassic faunas of the Canadian Arctic. Cadoceratinae // Bull. Geol. Surv. Canada 1964a. № 119. 27 p.

*Frebold H*. Illustrations of Canadian fossils: Jurassic of Western and Arctic Canada // Geol. Surv. Canada. 1964b. Pap. 63-4. 107 p.

*Howarth M.K.* Systematic descriptions of the Stephanoceratoidea and Spiroceratoidea // Treatise Online  $\mathbb{N}$  84. Pt L, revised. V. 3B. Chapt. 6. Paleontol. Inst. Univ. Kansas, 2017. 101 p.

*Imlay R.W.* Callovian (Jurassic) ammonites from the United States and Alaska. Pt 2. Alaska peninsula and Cook Inlet regions // Geol. Surv. Prof. Pap. 1953. V. 249-B. P. 41–108.

*Meek F.B.* Remarks on the Cretaceous fossils collected by Professor Henry Y. Hind, on the Assiniboine and Saskatchewan Exploring Expedition, with descriptions of some new species // North-West Territory: reports in progress. Toronto: John Lowell, 1859. P. 182–185.

*Mitta V.V.* Late Bathonian Cardioceratidae (Ammonoidea) from the middle reaches of the Volga River // Paleontol. J. 2005. V. 39. Suppl. 5. P. S629–S644.

*Mitta V., Alsen P.* Ammonite zonation of the Boreal Bathonian Stage of Greenland // 6<sup>th</sup> Intern. Congress on the Jurassic System, Jajpur, India. Abstracts. Beringeria: Spec. issue, 8 / Eds. Pandey D.K., Fürsich F.T., Alberti M. Erlangen, 2014. P. 118–119.

*Mitta V., Glinskikh L., Kostyleva V. et al.* Biostratigraphy and sedimentary settings of the Bajocian–Bathonian beds in the Ishma River basin (European North of Russia) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2015. V. 277. № 3. P. 307–335.

*Mitta V.V., Mironenko A.A.* Middle Jurassic (Upper Bathonian and Lower Callovian) jaws of kosmoceratid ammonites of Central Russia // Paläontol. Z. 2021. V. 95. № 1. P. 61–69.

*Poulton T.P.* Zonation and correlation of Middle Boreal Bathonian to Lower Callovian (Jurassic) ammonites, Salmon Cache Canyon, Porcupine River, northern Yukon // Bull. Geol. Surv. Canada. 1987. V. 358. vii +155 p.

*Rawson P.F.* New Arctocephalitinae (Ammonoidea) from the Middle Jurassic of Kong Karls Land, Svalbard // Geol. Mag. 1982. V. 119. № 1. P. 95–100.

*Spath L.F.* The invertebrate faunas of the Bathonian-Callovian deposits of Jameson Land (East Groenland) // Medd. Grønland. 1932. Bd 87. H. 7. 158 s.

Surlyk F., Callomon J.H., Bromley R.G., Birkelund T. Stratigraphy of the Jurassic–Lower Cretaceous sediments of Jameson Land and Scoresby Land, East Greenland // Bull. Grønl. Geol. Unders. 1973. № 105. 76 p.

#### МИТТА

#### Объяснение к таблице II

Фиг. 1–3. Costacadoceras sp.: 1 – молодая раковина, экз. ПИН, № 5029/188: 1а – сбоку, 1б – с вентральной стороны; 2 – экз. ПИН, № 5029/160: 2а – сбоку, 2б – с вентральной стороны; 3 – взрослая раковина с полностью сохранившимся устьевым краем, экз. ПИН, № 5029/161, сбоку.

Фиг. 4, 5. Alatyroceras nageli (Mitta): 4 – молодая раковина, экз. ПИН, № 5029/183, сбоку; 5 – ядро, экз. ПИН, № 5029/184: 5а – сбоку, 5б – с вентральной стороны.

Все: Мордовия, Ичалковский р-н, окрестности д. Большая Пестровка (правый берег р. Ладка), разрез Алатырь II; верхний бат, зона Кеиррі; сборы В.В. Митта. Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (\*) отмечено начало жилой камеры.

#### Объяснение к таблице III

Фиг. 1. Alatyroceras keuppi (Mitta), экз. ПИН, № 5029/25: 1а – сбоку, 1б – с вентральной стороны. Фиг. 2–5, 7. Costacadoceras sp.: 2 – взрослая раковина, экз. ПИН, № 5029/16: 2а – сбоку, 2б – с вентральной стороны; 3 – фрагмокон, экз. ПИН, № 5029/185: 3а – с устья, 3б – сбоку, 3в – с вентральной стороны; 4 – неполная жилая камера с сохранившимся устьевым краем, экз. ПИН, № 5029/14: 4а – сбоку, 4б – с вентральной стороны; 5 – фрагмокон, экз. ПИН, № 5029/186: 5а – сбоку, 5б – с вентральной стороны; 7 –молодые раковины, экз. ПИН, № 5029/187, сбоку.

Фиг. 6. Alatyroceras nageli (Mitta), экз. ПИН, № 5029/27: 6а – сбоку, 6б – с вентральной стороны. Все: Мордовия, Ичалковский р-н, окрестности д. Большая Пестровка (правый берег р. Ладка), разрез Алатырь II; верхний бат, зона Кеиррі; 1, 3–7 – сборы В.В. Митта, 2 – сборы В.М. Ефимова. Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (\*) отмечено начало жилой камеры.

# The Genus *Alatyroceras* gen. nov. (Ammonoidea: Cardioceratidae, Arctocephalitinae) from the Upper Bathonian (Middle Jurassic) of the Russian Platform

**V. V. Mitta**<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

<sup>2</sup>Cherepovets State University, Cherepovets, 162602 Russia

A new genus *Alatyroceras* is established for the species *A. nageli* (Mitta) (type species of the genus), *A. keuppi* (Mitta), *A. efimovi* (Mitta), and *A. infimum* (Gulyaev et Kisselev), in Central Russia characterizing the interval correlated with the Upper Bathonian Variabile and Calyx zones of East Greenland. According to the refined data, the Keuppi Zone of the Russian Platform includes (from bottom to top) the *efimovi*, *nageli*, and *keuppi* faunal horizons. The genus *Alatyroceras* [M] completes the phylogenetic lineage *Arcticoceras*  $\rightarrow$  *Alatyroceras* in the subfamily Arctocephalitinae; the name *Costacadoceras* Rawson is common to all microconchs of the subfamily.

*Keywords*: ammonites, Arctocephalitinae, Cadoceratinae, Middle Jurassic, Upper Bathonian, biostratigraphy, Central Russia





ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024 (ст. Митта)

УДК 564.81:551.762.3(574)

# МИКРОСТРУКТУРА СТВОРОК РОДА PRAEOEHLERTELLA MERGL (СЕМЕЙСТВО DISCINIDAE) ИЗ ВЕРХНЕДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ КАЗАХСТАНА

© 2024 г. Т. Н. Смирнова<sup>*a*, \*</sup>, Ю. А. Гатовский<sup>*a*, \*\*</sup>, Е. А. Жегалло<sup>*b*, \*\*\*</sup>

<sup>а</sup> Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

<sup>b</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

\*e-mail: smirnovatatiana77@mail.ru

\*\*e-mail: ustas62@bk.ru

\*\*\*e-mail: ezheg@paleo.ru

Поступила в редакцию 31.08.2023 г. После доработки 13.10.2023 г. Принята к публикации 13.10.2023 г.

Детально изучена микроструктура раковины редко встречающегося рода лингулят Praeoehlertella Mergl, 2001, обнаруженного в фаменских отложениях Казахстана. Структура раковинного вещества изучалась под электронными сканирующими микроскопами в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН. Выявлены особенности строения вторичного гранулированного слоя. Обнаружены отпечатки клеток внутреннего эпителия мантии.

*Ключевые слова*: лингуляты, Praeoehlertella, верхний девон, фамен, микроструктура, внутренний эпителий мантии

DOI: 10.31857/S0031031X24020055, EDN: FIEFLF

После химической дезинтеграции образцов из фаменских отложений верхнего девона Казахстана, разрез Шийли-Сай-1 [бассейн руч. Кара-Джар (Черный Яр) в Хромтауском р-не Актюбинской обл.] (Николаева, Богословский, 2005), Ю.А. Гатовским было найдено шесть экз. спинных створок редко встречающегося рода лингулят Praeoehlertella. Из них были изучены: четыре створки с наружной стороны и две створки с внутренней стороны, две последние частично разрушены. На одном из этих экземпляров сохранились отпечатки клеток внутреннего эпителия.

Колл. № 5870 хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН).

### ОТРЯД LINGULIDA

# НАДСЕМЕЙСТВО DISCINOIDEA GRAY, 1840 семейство discinidae gray, 1840

Род Praeoehlertella Mergl, 2001

Praeoehlertella umbrosa Mergl, 2001

Табл. IV. фиг. 1-8

Praeoehlertella umbrosa: Mergl, 2001, с. 47, табл. 22, фиг. 1-6.

Голотип — MBHR (Музей доктора Б. Горака, г. Рокицани), № 49779, брюшная створка; Чешская республика, Богемия; нижний девон, формация с Monograptus atopus.

Описание. Спинные створки маленьких раковин длиной около 500 мкм, округлых (табл. IV, фиг. 1) или округло-овальных (табл. IV, фиг. 2) очертаний, имеют прямой смычный край, длиной около половины ширины створки. На створках, в основном, отсутствует первичный слой. в связи с этим протегулюм и личиночная раковина плохо выделяются в рельефе створки (табл. IV, фиг. 3). Поверхностный первичный слой сохранился только в виде отдельных фрагментов в области макушки и на переднем крае; линии роста видны отчетливо только на обломках переднего края (табл. IV, фиг. 5а, 5б), где они имеют ширину до 15-17 мкм. На хорошо сохранившихся участках раковины видно двухслойное строение створки (табл. IV, фиг. 4).

На створке с внутренней стороны на отдельных участках сохранились отпечатки клеток внутреннего эпителия мантии в виде плотно прилегающих друг к другу ромбов, располагающихся в шахматном порядке (табл. IV, фиг. 6); они слабо выражены на поверхности створки. Длина каждой клетки около 18-20 мкм, ширина 15-17 мкм. Под тонким слоем с отпечатками находится вторичный слой, целиком имеющий гранулированную микроструктуру (табл. IV, фиг. 7). Вторичный слой довольно рыхлый, пористый, отдельные гранулы очень мелкие, размером 0.1-0.15 мкм. Имеются грозди гранул, состоящие из двух-трех-четырех гранул (табл. IV, фиг. 8), видны поры размерами в основном не более 1×1 мкм. Пластинки ориентированы почти перпендикулярно по отношению к поверхности створки. При небольшом увеличении пластинки плохо различимы. В хорошо сохранившихся участках створки толщина гранулированного слоя ло 10 мкм.

Замечания. Вид Р. umbrosa Mergl выделен автором вида из нижнедевонских отложений Богемии. Наши находки позволяют продлить время существования вида до позднедевонского.

Распространение. Нижний девон, формация с Monograptus atopus, Чешская республика, Богемия; верхний девон, фаменский ярус, Казахстан.

Материал. Шесть экз. спинных створок хорошей сохранности.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Николаева С.В., Богословский Б.И. Девонские аммоноидеи: Климении (подотряд Clymeniina). М.: Наука, 2005. 220 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 287).

*Mergl M.* Lingulate brachiopods of Silurian and Devonian of the Barrandian (Bohemia, Czech Republic) // Acta Mus. Nat. Pragae. Ser. B. Hist. Natur. 2001. V. 57. P. 1–49.

#### Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–8. Praeoehlertella umbrosa Mergl, 2001: 1, 5, 7, 8 – экз. ПИН, № 5870/1: 1 – спинная створка округлых очертаний; 5а, 5б – линии роста на боковой части спинной створки: 5а – толщина линий роста 15–17 мкм; 7 – гранулированная микроструктура вторичного слоя, отдельные гранулы и грозди гранул; 8 – гранулированная микроструктура вторичного слоя; поры размерами 0.3 мкм, пластины внутри микрогранулированного слоя, пластины ориентированы почти перпендикулярно к поверхности створки, отдельные гранульразмером 0.1 мкм и грозди гранул; 2, 3 – экз. ПИН, № 5870/2: 2 – спинная створка округло-овального очертания; 3 – примакушечная часть створки без первичного слоя с плохо выраженным протегулюмом и брефической раковиной; 4, 6 – экз. ПИН, № 5870/3: 4 – двухслойное строение створки, гранулированный слой с пластинками; 6 – фрагмент внутренней стороны створки с ромбовидными отпечатками внутреннего эпителия; Казахстан, Актюбинская обл., разрез Шийли-Сай-1; верхний девон, фаменский ярус.

# Microstructure of the Valves of the Genus *Praeoehlertella* Mergl (Family Discinidae) from the Upper Devonian Deposits of Kazakhstan

# T. N. Smirnova<sup>1</sup>, Yu. A. Gatovsky<sup>1</sup>, E. A. Zhegallo<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

<sup>2</sup>Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

The shell microstructure of rarely discovered lingulate genus *Praeoehlertella* Mergl, 2001 was studied in detail. It was obtained in Famennian stage of Kazakhstan. The peculiarity of the microstructure the secondary granular layer was discovered. The prints of the cells of the inner epithelium of mantle were observed.

Keywords: the microstructure, granular microstructure, Famennian stage, the shell



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024 (ст. Смирновой и др.)

УДК 564.7:551.762

# ЮРСКИЕ МШАНКИ СЕМЕЙСТВА ELEIDAE (MELICERITITIDA, STENOLAEMATA)

© 2024 г. Л.А. Вискова\*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия \*e-mail: l viskova@mail.ru

> Поступила в редакцию 22.08.2023 г. После доработки 17.10.2023 г. Принята к публикации 17.10.2023 г.

Проведен дополнительный анализ скелетной морфологии мшанок семейства Eleidae d'Orbigny, 1852 (Melicerititida, Stenolaemata) и трех его видов из среднего келловея (средняя юра) Подмосковья — Elea lyapini Viskova, 2011, E. troshkovensis Viskova, 2011 и E. taylori Viskova, 2011. Он подтвердил принадлежность этих видов к данному семейству. Наряду с оперкулумами (известковыми и, возможно, не известковыми) и элеозооидами (гетерозооиды), они характеризуются воронковидными автозооидами, фасетками и дистальным положением в них апертур с прямым проксимальным краем, отсутствием перистом и рядом других особенностей. Морфология Eleidae рассматривается как результат перестройки основного плана строения цилиндрического автозооида определенных Stenolaemata — Тиbuliporida, которая была приурочена к первой после пермо-триасового кризиса радиации мшанок, происходившей во время обширной келловейской трансгрессии.

*Ключевые слова*: мшанки, Stenolaemata, Eleidae, оперкулумы, элеозооиды, перестройка, средняя юра, келловей, Подмосковье

DOI: 10.31857/S0031031X24020067, EDN: FICANV

# введение

Eleidae d'Orbigny, 1852 – это единственное семейство отряда Melicerititida Pergens, 1890. Оно представляет очень своеобразную группу ископаемых мшанок класса Stenolaemata. Кроме целого ряда морфологических особенностей, Eleidae имеют необычное сходство с хейлостомными мшанками класса Eurystomata, благодаря наличию известковых оперкулумов, закрывающих апертуры автозооидов, и элеозооидов (гетерозооиды), похожих на авикулярии. Уже более полутора веков не угасает интерес к этой группе мшанок (Roemer, 1840; Hagenow, 1851; d'Orbigny, 1851-1854; Hamm, 1881; Marsson, 1887; Pergens, 1889; Waters, 1891; Gregory, 1899; Lang, 1906; Levinsen, 1912, 1925; Canu, Bassler, 1922, 1926; Voigt, 1951, 1953, 1960, 1967, 1972, 1973, 1975, 1981, 1983, 1985, 1989; Bassler, 1953; Смирнова, 1958; Вискова, 1965, 1972, 1992, 2011, 2014, 2016, 2019, 2023; Hennig, 1966; Вискова, Морозова, 1988; Taylor, 1986, 1987, 1994, 2010, 2022a, b; Pitt, Taylor, 1990; Фаворская, 1996; Taylor, Weedon, 2000; Taylor, Gordon, 2002; Taylor, Ernst, 2008; Taylor, Zágoršek, 2011; Viskova, 2020; Koromyslova, Pervushov, 2022; Koromyslova, 2023; и др.). В одной из последних статей английского исследователя П. Тэйлора (Taylor, 2022а) еще раз подчеркнуты особенности морфологии Eleidae

и приведена история их изучения. По данным этого ученого, первые мшанки семейства Eleidae появились в барреме (ранний мел) на территории юго-востока Франции (Taylor, 2010); семейство насчитывает 10 родов и более сотни видов, распространенных в интервале ранний мел-палеоцен (наиболее широко – в позднем мелу), в основном, в странах Западной и Восточной Европы.

В России мшанки семейства Eleidae изучены в основном из верхнего мела Южного Урала (Смирнова, 1958), Брянской области (Фогт, 1962), районов Среднего Поволжья (Вискова, 1965, 1972) и Нижнего Поволжья (Koromyslova, Pervushov, 2022). В последнее время отдельные виды Eleidae были описаны из отложений нижнего мела Дагестана (Koromyslova, 2023). Относительно недавно к этому семейству было отнесено еще три вида, принадлежащие к роду Elea d'Orbigny, 1853 E. lyapini Viskova, 2011, E. troshkovensis Viskova, 2011 и E. taylori Viskova, 2011 (Вискова, 2011); они приурочены к отложениям среднего келловея (средняя юра) на территории Подмосковья. Однако, по мнению Тэйлора (Taylor, 2022а), нет убедительных доказательств того, что эти виды принадлежат к Eleidae, и того, что в апертурах их автозооидов имеются оперкулумы, а в колониях этих видов присутствуют элеозооиды. Он предлагает первые два вида отнести к подотряду Tubuliporina (Stenolaemata), а третий — Е. taylori, из-за неудовлетворительной сохранности колонии, оставить не идентифицированным. Отдавая должное автору великолепных работ по мшанкам, согласиться с этими предложениями невозможно.

# ЮРСКИЕ ВИДЫ ELEIDAE И ОСОБЕННОСТИ МШАНОК ЭТОГО СЕМЕЙСТВА

Прямые билатеральные ветви колоний мшанок Eleidae были обнаружены в отложениях средней юры (средний келловей) Подмосковья частным коллекционером С.Р. Ляпиным и переданы автору настоящей статьи. Они не отличаются очень хорошей сохранностью, но все важнейшие элементы скелетной морфологии колоний этих мшанок сохранили свое диагностическое значение. Это позволило идентифицировать и описать три упомянутых выше вида (E. lyapini, E. troshkovensis, E. taylori) и отнести их к семейству Eleidae отряда Melicerititida класса Stenolaemata (Вискова, 2011, табл. VII, VIII, рис. 2).

Проведенный дополнительный анализ скелетной морфологии мшанок семейства Eleidae позволяет подчеркнуть, что, кроме уникальных оперкулумов и элеозооидов, дифференцированных и недифференцированных, они характеризуются целым рядом других важных особенностей (Вискова, 1965, 1972, 2011, 2016, 2023; Taylor, 1986, 1994, 2022a, 6; Viskova, 2020). Их трубчатые автозооиды – четко воронковидные, они резко расширены в дистальной части. У всех остальных Stenolaemata трубки автозооидов цилиндрические или призматические, постепенно расширяющиеся в дистальном направлении. Это фасетки – известковые пластины, которые, как крыша, закрывают сверху расширенную дистальную часть автозооидов, играя роль наружных стенок последних. Фасетки не гомологичны наружным стенкам автозооидов всех других Stenolaemata, у которых эти стенки являются непосредственным продолжением внутренних стенок автозооидов. Ребра, ограничивающие фасетки и представляющие собой невысокие внешние выступы внутренних стенок автозооидов, придают фасеткам ромбические или шестиугольные очертания, а на стыке ребер могут образовываться туберкулы. Это апертуры автозооидов, они полукруглые, полуовальные, треугольные, округло-треугольные, более или менее вытянутые дистально. Апертуры лишены трубчатого перистома и имеют характерный прямой (или почти прямой) проксимальный край. На этом краю находится замочный край, или шарнирная линия (hingeline, по: Taylor, 1994) — место, где происходило, очевидно, подвижное сочленение известкового (возможно, не известкового) оперкулума с проксимальным краем апертуры. У всех других Stenolaemata апертуры круглые или угловато-округлые, у них нет оперкулумов, и они имеют более или менее высокий трубчатый перистом. Апертуры автозооидов Eleidae занимают большую или меньшую часть верхней половины фасеток и поэтому оказываются дистальными по своему положению, оставаясь лишь частично терминальными, поскольку находятся только над частью расширенной дистали трубки автозооида. Как известно, апертуры всех других мшанок Stenolaemata полностью терминальные.

В связи с предложением Тэйлора оставить колонию юрского вида E. taylori неидентифицированной, представляется уместным привести его замечание относительно Ceriopora gracilis Goldfuss, 1821 – типового вида рода Meliceritites Roemer, 1840, который был первым в списке родов установленного А. д'Орбиньи семейства Eleidae (Taylor, 2022a, c. 27): "Unfortunately Goldfuss's figure of Meliceritites gracilis from the Cenoman of Essen in Germany depicts a heavily worn bryozoan. Only traces of the reinforced hingelines dividing the openings of some zooids into two parts point to the identity of this species as an eleid". Также уместно привести иллюстрацию фрагмента колонии M. gracilis (рис. 1, a) из этой же статьи Тэйлора (Taylor, 2022a, с. 27, рис. 5, с), поместив ее рядом с изображением ветви колонии E. taylori (рис. 1,  $\delta$ ) из статьи Л.А. Висковой (2011, табл. VIII, фиг. 16). Итак, в отверстиях поверхностно разрушенных автозооидов, составляющих деликатную ветвь колонии E. taylori, наблюдаются точно такие же следы (или остатки) шарнирных линий, как и в отверстиях автозооидов колонии M. gracilis; в этом состоит даже определенное сходство юрского и мелового видов (рис. 1, a,  $\delta$ ). Как отмечено выше Тэйлором, только наличие следов крепких шарнирных линий в сильно поврежденной колонии M. gracilis позволило отнести этот вид к Eleidae. Однако точно такие же следы шарнирных линий в колонии E. taylori почему-то не позволили Тэйлору отнести этот вид к Eleidae. Помимо сохранившихся шарнирных линий, колонию Е. taylori характеризуют автозооиды с полукруглыми, иногда дистально слабо заостренными



Рис. 1. Шарнирные линии (hingelines) в поверхностно разрушенных автозооидах мшанок двух видов Eleidae: *a* – Meliceritites gracilis (Goldfuss, 1821); сеноман Германии (по: Taylor, 2022a, с. 27, рис. 5, с);  $\delta$  – Elea taylori Viskova, 2011, голотип ПИН, № 5038/50; часть билатеральной ветви колонии (×12); Россия, Московская обл., карьер между пос. Трошково – Речицы; средняя юра, средний келловей.

апертурами, имеющими прямой проксимальный край, а также известковые оперкулумы (рис. 1,  $\delta$ ). При этом оперкулумы, закрывающие апертуры, относительно редки. Однако они наблюдаются почти во всех автозооидах с разрушенными фасетками, отличаясь разным положением по отношению к шарнирным линиям, с которыми эти оперкулумы сочленяются. Очевидно, это связано с моментом гибели колонии и воздействия засыпавших ее осадков: есть оперкулумы полуоткрытые, более или менее глубоко и под разными углами погруженные или перевернутые (рис. 1,  $\delta$ ). Между отдельными шарнирными линиями и примыкающими к ним смещенными в различной степени вглубь автозооидов оперкулумами местами образовались срединные щелевидные отверстия, или округлые поры. Их можно принять за элементы морфологии этого вида, но таковыми они не являются, что показали дополнительные исследования. На боковых краях ветви

колонии Е. taylori встречаются недифференцированные элеозооиды, они несколько длиннее автозооидов и имеют короткий и неглубокий ростр. Однако все эти скелетные элементы колонии Е. taylori, ранее рассмотренные в статье (Вискова, 2011, табл. VIII, фиг. 1а–1ж), остались, как и шарнирные линии, незамеченными, или, очевидно, показались Тэйлору недостаточными, чтобы идентифицировать этот вид и признать его принадлежность к Eleidae.

Уже после опубликования статьи (Вискова, 2011) Тэйлору были высланы (по его просьбе) оставшиеся после изготовления шлифов мелкие фрагменты колоний описанных юрских Eleidae. Изображение одного из таких фрагментов колонии Elea taylori Viskova, 2011 (рис. 2), выполненное с применением сканирующего электронного микроскопа, приведено в его публикации (Taylor, 2022a, c. 30, рис. 7E), как "a Jurassic bryozoan that shows no certain eleid traits". Однако даже плохая сохранность этого крохотного участка колонии не мешает увидеть, что апертуры автозооидов полукруглые и имеют прямой проксимальный край. Они закрыты либо известковыми оперкулумами, либо включениями породы, заполнившей апертуры после утраты этих оперкулумов, т.е., слепками, имеющими характерную для оперкулумов полукруглую форму с прямым проксимальным краем. Можно увидеть также, что апертуры занимают дистальную половину плохо сохранившихся фасеток, а фасетки, закрывающие заметно расширенную дистальную часть автозооидов, имеют характерные ромбические очертания. Разве все эти особенности, хотя и не очень четко выраженные, не характерны для мшанок семейства Eleidae? И главное: вид Е. taylori был установлен не на основе изучения только этого выбранного Тэйлором фрагмента колонии, а в результате исследования вполне презентабельной повторно изображенной здесь колонии (рис. 1,  $\delta$ ), и шлифов из нее (Вискова, 2011, табл. VIII, фиг. 1а–1ж).

Относительно видов Е. lyapini (Вискова, 2011, табл. VII, фиг. 1, рис. 2) и Е. troshkovensis (Вискова, 2011, табл. VII, фиг. 2) можно еще раз отметить следующее. Билатеральные ветви их колоний состоят из воронковидных автозооидов; апертуры занимают верхнюю половину фасеток, отличаясь дистальным положением, они лишены перистом и имеют более или менее четкий прямой проксимальный край. Уже только эти признаки не позволяют отнести данные виды, как это предлагает Тэйлор, к мшанкам Tubuliporina, для которых характерны цилиндрические трубки автозооидов, округлые терминальные апертуры и наличие перистом. Все особенности скелетной морфологии Е. lyapini и E troshkovensis, несомненно, свойственны мшанкам Eleidae. Оперкулумы в автозооидах колонии Е. lvapini, действительно, не наблюдаются. Однако в морфологии апертур этого вида отражены следы оперкулумов: это их треугольная дистально вытянутая форма и прямой или вогнутый проксимальный край, который достаточно четко выделяется в основании апертур. Апертуры расположены в дистальной половине тонких и хорошо сохранившихся фасеток. Можно полагать, что оперкулумы были, но, возможно, они у Е. lyapini были очень слабо кальцифицированными или полностью мембранными, и поэтому не сохранились. Кроме того, у большинства автозооидов четко выражена нижняя половина фасеток. Элеозооиды у Е. lyapini встречаются, они недифференцированные, примерно в 1.5 раза длиннее автозооидов. Не совсем удовлетворительная сохранность колонии E. troshkovensis компенсируется в верхней части ее ветви, где хорошо представлены полукруглые или полуэллиптические апертуры с очень четким прямым проксимальным краем. Апертуры расположены поперечными выступающими и несколько нависающими рядами и закрыты сильно обызвествленными оперкулумами, либо диафрагмами или просто ядрами,



Рис. 2. Elea taylori Viskova, 2011, голотип ПИН, № 5038/50; поверхность небольшого фрагмента билатеральной ветви колонии мшанки (по: Taylor, 2022а, с. 30, рис. 7Е, масштабная линейка – 200 мкм); Россия, Московская обл., карьер между пос. Трошково – Речицы; средняя юра, средний келловей.

образовавшимися на месте утраченных структур во время захоронения и фоссилизации колонии. Недифференцированные элеозооиды у Е. troshkovensis, действительно, не наблюдаются, но это не мешает отнести данный вид к Eleidae на основании указанных выше признаков. Более того, в некоторых апертурах старых автозооидов Е. troshkovensis открываются мелкие апертуры вторичных демизооидов, которые относятся к дифференцированным элеозооидам. Последние среди Stenolaemata встречаются пока только у мшанок Eleidae.

# К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ELEIDAE

Появление характерных особенностей морфологии мшанок Eleidae, рассмотренных выше, совпадает с первой после пермо-триасового кризиса среднеюрской радиацией мшанок Stenolaemata. Известно, что рубеж перми и триаса пересекли всего только два рода из отряда Tubuliporida, с мшанками которого связывается происхождение Eleidae (Pitt, Taylor, 1990; Вискова 1992, 2016, 2023; Вискова, Морозова, 1993; Taylor, 1994, 2020a, b; Taylor, Weedon, 2000). В позднем триасе v Tubuliporida появились три новых рода, а в ранней юре в этом отряде стало 13 родов (Вискова, 1992; Вискова, Морозова, 1993; Afanasjeva, Viskova, 2021). Особенно значимой адаптивная радиация мшанок Tubuliporida оказалась в келловейском веке. Начавшись в морях Западной Европы (Walter, 1969), она успешно продолжилась в морских бассейнах Восточно-Европейской платформы в среднем келловее, на который пришелся первый пик обширной келловейской трансгрессии (Шевырев, 1979; и др.). Как известно, в палеозое Tubuliporida не отличались заметным развитием. Однако оптимальные условия жизни, сложившиеся в морских бассейнах среднего келловея, позволили им реализовать все те потенциальные возможности, которые ранее были заложены в их колониальной организации и которые соответствовали изменившимся условиям (Вискова, 1998, 2006а, б, 2007а, б, 2008, 2009а, б, 2011, 2016). В среднекелловейских морях Восточной Европы Tubuliporida насчитывали уже 34 рода. При этом разнообразные процессы диверсификации, охватившие значительную часть этих мшанок (Вискова, 2014, 2016), не изменили основного плана строения их цилиндрического автозооида, заложенного еще в раннем палеозое, и он сохранился у них по настоящее время (Афанасьева и др., 1998).

В то же время, очевидно, в среднем келловее v некоторых мшанок Tubuliporida произошла перестройка основного плана строения трубчатого цилиндрического автозооида на автозооид воронковидный. И, по-видимому, один из возникших родов – Elea d'Orbigny, 1853 – определил становление в среднем келловее семейства Eleidae и нового отряда Melicerititida в классе Stenolaemata. При этом перестройке были подвержены в основном дистальные части цилиндрических трубок автозооидов. Так. расширившаяся дисталь трубки автозооида сверху закрылась известковой фасеткой, которая стала наружной стенкой автозооида. Апертура автозооидов потеряла трубчатый перистом и осталась только частично терминальной, но сохранила прежний небольшой размер, и ее положение в фасетке определилось как дистальное. А фасетка, кроме того, стала тем важным скелетным элементом, который позволил сохранить небольшой размер апертуры Eleidae (Вискова, 2016). Такой размер апертуры соответствует небольшому числу щупалец, характерному для современных Stenolaemata – 8–16 (Shunatova, Ostrovsky, 2001) или 6–17 (Taylor, Weedon, 2000) и, исходя из размеров апертур древних мшанок этого класса, можно предположить, что число щупалец было небольшим и v них. Изменение положения апертуры и утрата жесткой (известковой) трубки перистома, которая, как и у рецентных мшанок, очевидно, ограничивала действия щупалец, должны были повлиять на характер функционирования последних (Вискова, 2017). Щупальца могли приобрести большую активность, но лофофор в целом становился открытым и более уязвимым для воздействий различных внешних факторов, сильных течений, заносов, нападений хищников и т.п. Необходимость защиты лофофора, очевидно, привела к образованию известкового оперкулума в апертуре автозооида и к приобретению апертурой прямого проксимального края, который определил подвижное сочленение оперкулума. Возможно, у некоторых начальных келловейских форм Eleidae, как, например, у E. lyapini, оперкулумы были слабо кальцифицированными или даже не обызвествленными.

Формирование элеозооидов у Eleidae также происходило на поздних стадиях онтогенеза автозооидов с преобразованием их дистальных частей: появились разной степени сложности ростры и изменился характер апертур (Taylor, 1994; Lidgard et al., 2012; Вискова, 2016). У меловых мшанок Eleidae Тейлор (Taylor, 1994) предложил выделить два типа элеозооидов – недифференцированные и дифференцированные. Первые отличаются более простым строением, разным удлинением дистальной части фасеток и апертур, более узкими и менее выраженными рострами. К такому типу относятся элеозооиды и в прямых билатеральных колониях юрских Eleidae, у которых они развивались ближе к боковым сторонам их ветвей. Дифференцированные элеозооиды – рострозооиды, трифолиозооиды и демизооиды, удачная классификация которых также принадлежит Тэйлору, отличаются разнообразием формы и размеров их ростров и апертур, а также особенностями расположения в колонии. Но этот тип элеозооидов пока очень широко представлен только у меловых мшанок этого семейства (Вискова, 1965, 1972, 2016; Тауlor, 1986, 1994; Pitt, Taylor, 1990; и др.).

# ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный дополнительный анализ скелетной морфологии мшанок семейства Eleidae и трех его среднекелловейских видов – Elea taylori, E. troshkovensis и E. lyapini не подтвердил возражений Тэйлора, и эти виды не находят другого положения, кроме как в семействе Eleidae. Воронковидные автозооиды и элеозооиды, известковые оперкулумы (возможно, не известковые на ранних этапах их становления) в апертурах автозооидов, фасетки и дистально расположенные в них апертуры, лишенные перистом и с прямым проксимальным краем, а также другие особенности морфологии Eleidae, очевидно, являются результатом перестройки основного плана строения цилиндрической трубки автозооида мшанок Tubuliporida класса Stenolaemata. Эта перестройка была приурочена к первой после пермо-триасового кризиса радиации мшанок, происходившей во время обширной келловейской трансгрессии с максимумом в среднем келловее. По-видимому, оптимальные условия жизни, сложившиеся в морских бассейнах среднего келловея, позволили им реализовать те потенциальные возможности из заложенных в их колониальной организации, которые соответствовали изменившимся обстоятельствам.

Автор выражает искреннюю благодарность Г.А. Афанасьевой и А.В. Коромысловой (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН – ПИН РАН) за оказанные консультации и И.О. Ренга (ПИН РАН) за техническую помощь и подготовку иллюстраций.

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афанасьева Г.А., Вискова Л.А., Морозова И.П., Невесская Л.А. Последствия пермского кризиса для различных групп беспозвоночных // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2. М.: ПИН РАН, 1998. С. 30–37.

Вискова Л.А. Позднемеловые мшанки рода Meliceritites Среднего Поволжья // Палеонтол. журн. 1965. № 3. С. 49–58.

*Вискова Л.А.* Позднемеловые мшанки Cyclostomata Поволжья и Крыма. М.: Наука, 1972. 96 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 132).

*Вискова Л.А.* Морские постпалеозойские мшанки. М.: Наука, 1992. 187 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 250).

Вискова Л.А. Новые данные о среднеюрских мшанках центра европейской части России // Бюлл. Моск. обва испыт. прир. Отд. геол. 2006а. Т. 81. Вып. 4. С. 49–59.

Вискова Л.А. Диверсификация юрских мшанок (Stenolaemata) Русской платформы // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2006б. С. 168–176.

Вискова Л.А. Новые мшанки Stenolaemata из средней юры Москвы и Подмосковья // Палеонтол. журн. 2007а. № 1. С. 46–55.

Вискова Л.А. Среднеюрская радиация мшанок и некоторые особенности их развития на Русской платформе // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. 2-е всеросс. совещ. Ярославль, 20076. С. 36–38.

Вискова Л.А. Новые стенолемные мшанки из юры центра Европейской части России (Москва, Подмосковье и Костромская область) // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 46–53.

*Вискова Л.А.* Новые виды стенолемных мшанок из юры Подмосковья и Саратовской области (Россия) // Палеонтол. журн. 2009а. № 4. С. 51–58.

Вискова Л.А. Новые данные о колониальной морфологии юрских мшанок класса Stenolaemata // Палеонтол. журн. 2009б. № 5. С. 65–70.

Вискова Л.А. Редкие мшанки (Stenolaemata) с билатеральными колониями из юры и мела Восточно-Европейской платформы // Палеонтол. журн. 2011. № 1. С. 37–47.

Вискова Л.А. Особенности диверсификации юрских мшанок Восточно-Европейской платформы // Диверсификация и этапность эволюции органического мира в свете палеонтологической летописи. Матер. LX сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб., 2014. С. 47–49.

Вискова Л.А. Мшанки Melicerititida: особенности морфологии и положение отряда в таксономической структуре класса Stenolaemata // Палеонтол. журн. 2016. № 2. С. 48–57.

Вискова Л.А. Некоторые особенности поведенческих реакций лофофора и трофическое структурирование

колоний постпалеозойских мшанок Stenolaemata // Палеонтол. журн. 2017. № 5. С. 37–45.

61

Вискова Л.А. Среднеюрская эволюционная радиация мшанок Stenolaemata // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Матер. LXV сессии Палеонтол. об-ва. СПб., 2019. С. 35–37.

Вискова Л.А. О семействе Eleidae d'Orbigny (Bryozoa, Stenolaemata) и его юрских видах // Палеострат-2023. Программа. Тез. докл. (Москва, 30 января–1 февраля 2023 г.). М., 2023. С. 22–23.

*Вискова Л.А., Морозова И.П.* К ревизии системы высших таксонов типа Bryozoa // Палеонтол. журн. 1988. № 1. С. 10–21.

Вискова Л.А., Морозова И.П. Эволюционные преобразования морских мшанок и кризисные ситуации фанерозоя // Палеонтол. журн. 1993. № 3. С. 49–56.

*Смирнова О.П.* О некоторых новых и характерных видах мшанок из верхнего мела Южного Урала // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1958. Т. 33. Вып. 3. С. 111–127.

Шевырев А.А. Биогеография юры // Итоги науки и техники. Стратигр. Палеонтол. Т. 9. М.: ВИНИТИ, 1979. С. 29–58.

Фаворская Т.А. Практическое руководство по макрофауне России и сопредельных территорий. Мшанки мезокайнозоя. СПб.: ВСЕГЕИ, 1996. 81 с.

Фогт Э. Верхнемеловые мшанки европейской части СССР и некоторых сопредельных областей / Пер. и ред. Д.П. Найдина. М.: Изд-во МГУ, 1962. 125 с.

*Afanasjeva G.A., Viskova L.A.* Morphophysiological peculiarities of articulated brachiopods and marine bryozoans as a reason for their different evolutionary consiquences of the Permian-Triassic crisis // Paleontol. J. 2021. V. 56. № 7. P. 742–751.

*Bassler R.S.* Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt G. Bryozoa. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1953. 253 p.

*Canu F., Bassler R.S.* Studies on the cyclostomatous Bryozoa // Proc. U.S. Nat. Mus. Wash. 1922. V. 61. Art. 22. P. 1–154.

*Canu F., Bassler R.S.* Studies on the cyclostomatous Bryozoa // Proc. U.S. Nat. Mus. Wash. 1926. V. 67. Art. 21. P. 1–124.

*Gregory J.W.* The Cretaceous Bryozoa. Catalogue of the Fossil Bryozoa in the British Museum (Natural History). L., 1899. 457 p.

*Hagenow F.* Die Bryozoen der Maastrichter Kreidebildung. Cassel, 1851. I-XVI+111 s.

*Hamm H.* Die Bryozoen des Maastrichter Obersenon. I. Teil. Die Cyclostomen Bryozoen. Diss. Berlin, 1881. S. 1–47.

Hennig W. Phylogenetic Systematics. Urbana: Illinois Press, 1966. 263 p.

*Koromyslova A.V.* New cyclostome bryozoans from the Lower Cretaceous of Dagestan // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2023. Bd 309. № 1. P. 49–64.

*Koromyslova A.V., Pervushov E.M.* Uppermost Turonian bryozoans from the Lower Volga River region: scanningelectron microscopy and micro-computed tomography studies // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2022. Bd 305. № 3. P. 263–295.

*Lang W.D.* The reptant eleid Polyzoa // Geol. Mag. 1906. V. 10. P. 1–26.

*Levinsen G.M.R.* Studies on the Cyclostomata operculata // Kgl. D. Vid. Sels. Skr. Nat. mat. 1912. Afd. 10. R. 7. P. 1–52.

*Levinsen G.M.R.* Undersøgelser over Bryozoerne i den Danske Kridtformation (nach d. Tode d. Verf. herausg. v. K. Brunn. Nielsen und Th. Mortennsen) // Kgl. D. Vid. Sels. Skr. Nat. mat. 1925. Afd. 8. R. 7. № 3. S. 224–445.

*Lidgard S., Carter M.C., Dick M.H. et al.* Division of labor and recurrent evolution of polymorphism in a group of colonial animals // Evol. Ecol. 2012. V. 26. № 2. P. 233–257.

*Marsson T.F.* Die Bryozoen der weien Schreibkreide der Insel Rugen // Palaeontol. Abh. 1887. Bd 4.  $\mathbb{N}$  1. S. 1–112.

*d'Orbigny A.* Bryozoaires. Paléontologie francaise. Terrains crétacé. Texte et atlas. P., 1851–1854. P. 1–1192.

*Pergens E.* Révision des Bryozoaires du Crétacé figures par d'Orbigny // Mém. Soc. Belge geol., paléontol. hydrol. 1889. T. 3. P. 305–400.

*Pitt L.J., Taylor P.D.* Cretaceous Bryozoa from the Faringdon Sponge Gravel (Aptian) of Oxfordshire // Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. (Geol.). 1990. V. 46. № 1. P. 61–152.

*Roemer F.A.* Die Versteinerungen des norddeutschen Kreidegebirges. Erste Lieferung. Hannover: Hahn'sche Hofbuchhandlung, 1840. 145 s.

*Shunatova N.N., Ostrovsky A.N.* Individual autozooidal behaviour and feeding in marine bryozoans // Sarsia. 2001. V. 86. P. 113–142.

*Taylor P.D.* Polymorphism in melicerititid cyclostomes // Bryozoa: Ordovician to Recent / Eds. Nielsen C., Larwood G.P. Fredensborg: Olsen and Olsen, 1986. P. 311–318.

*Taylor P.D.* Fenestrate colony-form in a new melicerititid bryozoan from the U. Cretaceous of Germany // Mesozo-ic Research. V. 1. Leiden, 1987. P. 71–77.

*Taylor P.D.* Systematics of the melicerititid cyclostome bryozoans; introduction and the genera Elea, Semielea and Reptomultelea // Bull. Natur. Hist. Mus. Lond. (Geol.). 1994. V. 50.  $\mathbb{N}$  1. P. 1–103.

*Taylor P.D.* Barremian bryozoans from Serre de Bleyton (Drôme, SE France) // Ann. Naturhist. Mus. Wien, Ser. A. 2010. V. 112. P. 673–700.

*Taylor P.D.* The operculate cyclostome bryozoans: a chronicle of convergence, controversy and classification // Annals of Bryozoology 7: aspects of the history of research on bryozoans / Eds. Wyse Jackson P.N., Spencer Jones J.E. Dublin: Intern. Bryozoology Assoc., 2022a. P. 19–41.

*Taylor P.D.* First taxonomic descriptions of operculate cyclostome bryozoans (Eleidae) from the Cretaceous of India and North America // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2022b. Bd 304.  $\mathbb{N}$  3. P. 227–237.

*Taylor P.D., Ernst A.* Bryozoans in transition: the depauperate and patchy Jurassic biota // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2008. V. 263. P. 9–23.

*Taylor P.D., Gordon D.P.* Alcide d'Orbigny's work on Recent and fossil bryozoans // C. R. Palevol. 2002. V. 1. № 7. P. 533–547.

*Taylor P.D., Zágoršek K.* Operculate cyclostome bryozoans (Eleidae) from the Bohemian Cretaceous // Paläontol. Z. 2011. Bd 85. P. 407–432.

*Viskova L.A.* Additions to the diagnosis of the bryozoan class Stenolaemata // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 7. P. 701–703.

*Voigt E.* Das Maastricht-Vorcommen von Ilten bei Hannover und seine Fauna mit besonderer Berucksichtigung der Gross-Foraminiferen und Bryozoen // Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg. 1951. H. 20. S. 15–125.

*Voigt E.* Revision von: H. Hamm "Die Bryozoen des Maastrichter Obersenon" (1881) // Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg. 1953. H. 22. S. 32–75.

*Voigt E.* Bryozoen und andere benthonische Kleinfossilien aus dem Liechtensteiner Kreideflysch // Abh. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin. 1960. Kl. III. № 1. S. 28–234.

*Voigt E.* Oberkreide -Bryozoen aus den asiatischen Gebieten der UdSSR // Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg. 1967. H. 36. S. 5–95.

*Voigt E.* Les méthodes d' utilisation stratigraphique des Bryozoaires du Crétacé supérieur // Mém. BRGM France. 1972. № 77. P. 45–53.

*Voigt E.* Bryozoen aus dem Santon von Gehrden bei Hannover. I. Cyclostomata // Ber. Naturhist. Ges. Hannover. 1973. № 117. S. 111–147.

*Voigt E.* Bryozoen aus dem Campan von Misburg bei Hannover // Ber. Naturhist. Ges. Hannover. 1975. № 119. S. 235–277.

*Voigt E.* Répartition et utilization stratigraphique des Bryozoaires du Crétacé Moyen (Aptien-Coniacien) // Cret. Res. 1981. V. 2. P. 439–462.

*Voigt E.* Zur Biogeographie der europäischen Oberkreide Bryozoenfauna // Zitteliana. 1983. H. 10. S. 317–347.

*Voigt E.* The Bryozoa of the Cretaceous-Tertiary boundary // Bryozoa: Ordovician to Recent / Eds. Nielsen C., Larwood G.P. Fredensborg: Olsen and Olsen, 1985. P. 329–342.

*Voigt E.* Neue cyclostome Bryozoen aus dem Untercenomanium von Mülheim-Broich (Westfalen) // Münster. Forsch. Geol. Palaeontol. 1989. Bd 69. S. 87–113.

*Walter B.* Les Bryozoaires jurassques en France. Etude sistématique. Rapports avec la stratigraphie et la paléoécology // Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lion. 1969. № 35. 328 p.

*Waters A.W.* On chilostomatous characters in Melicertitidae and other fossil Bryozoa // Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 6. 1891. V. 8. P. 48–53.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024

# Jurassic Bryozoans of the Family Eleidae (Melicerititida, Stenolaemata)

L. A. Viskova

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

Additional analysis of the skeletal morphology of bryozoans of the family Eleidae d'Orbigny, 1852 (Melicerititida, Stenolaemata) and three of its species from the Middle Jurassic (Middle Callovian) of the Moscow Region – *Elea lyapini* Viskova, 2011, *E. troshkovensis* Viskova, 2011 µ *E. taylori* Viskova, 2011was conducted. It confirmed that these species belong to the family Eleidae. The morphology of these bryozoans is considered as the result of reconstruction of the principal plan of construction of the cylindrical autozooid of the Tubuliporida bryozoans. It took place to the first after Permian-Triassic extinction the radiation of bryozoans that occurred in time of the vast Callovian transgression.

Keyword: bryozoans, Stenolaemata, Eleidae, reconstruction, Tubuliporida, Middle Jurassic, Callovian, Moscow Region

УДК 563.912.2:551.733.12(470.23)

# ПЕРВЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ КОРНУТНОЙ СТИЛОФОРЫ PHYLLOCYSTIS (ECHINODERMATA) В ОРДОВИКЕ (ВОЛХОВСКИЙ ГОРИЗОНТ, ДАПИНСКИЙ И ДАРРИВИЛЬСКИЙ ЯРУСЫ) БАЛТИКИ И ОСОБЕННОСТИ ОСЕВОЙ СИММЕТРИИ СТИЛОФОР

© 2024 г. С. В. Рожнов<sup>а, \*</sup>, Г. А. Анекеева<sup>а, \*\*</sup>

<sup>а</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва. 117647 Россия

\*e-mail: rozhnov@paleo.ru

\*\*e-mail: anekeeva@paleo.ru

Поступила в редакцию 15.08.2023 г. После доработки 10.10.2023 г. Принята к публикации 10.10.2023 г.

Из волховского горизонта (средний ордовик, дапинский ярус и низы дарривильского яруса) описано два новых вида корнутных стилофор рода Phyllocystis, впервые встреченного в Балтике. Это указывает на биогеографическую связь афро-европейской части Гондваны и Балтики уже с самого начала среднего ордовика. Оба вида были приурочены к холодноводным мелководным условиям с малой подвижностью воды. Анализ осевой симметрии стилофор и расположение гидропоры указывают на отсутствие торсии в их онтогенезе и на положение амбулакральной системы справа от переднезадней оси тела. Для объяснения такого строения выдвинуты две альтернативные гипотезы: 1) инверсия в развитии правых и левых целомов; 2) перевернутость стилофор по отношению к другим беспозвоночным, сближающая их по соотношению спинной и брюшной стороны с хордовыми.

*Ключевые слова:* иглокожие, стилофоры, ордовик, Балтика, биогеография, торсия, симметрия, переднезадняя ось

DOI: 10.31857/S0031031X24020075, EDN: FHCRXE

### введение

Стилофоры — одни из самых загадочных иглокожих. Трактовка их морфологии, происхождения и родственных связей противоречива и неоднозначна, несмотря на детальную изученность скелета. В ископаемой летописи они известны с вулианского яруса, миаолинского отдела кембрия (Wuliuan, Miaolingian) и до башкирского яруса пенсильвания (Bashkirian, Pennsylvanian) (Lefebvre et al., 2022). Стилофоры широко распространены в ордовике, но находки их на палеоконтиненте Балтика редки (обзор: Lefebvre et al., 2005). Из волховского горизонта (дапин) Ленинградской обл. по разрозненным маргиналиям была описана корнутная стилофора эндемичного вида Babinocystis dilabidus Rozhnov, 1990, близкого к перигондванскому роду Cothurnocystis. В Польше изолированные таблички корнут встречены в отложениях горизонтов ухаку и хальяла (подгоризонт идавере) (Pisera, 1994). Из сандбийского яруса верхнего ордовика в Ленинградской обл. (Haljala regional stage, Upper Sandbian) была описана митратная стилофора Lagynocystis cf. pyramidalis (Rozhnov et al., 2019) и отмечена Anatiferocystis sp. В хирнантии Норвегии известна аномалоциститидная митрата Barrandeocarpus norvegicus. Поэтому находка почти полных скелетов и разрозненных табличек Phyllocystis из волховского горизонта (дапин, дарривилий) значительно расширяет сведения о стратиграфическом и географическом распространении стилофор.

На стилофорах была обоснована известная кальцихордатная теория происхождения хордовых Р. Джефриса (Jefferies, 1968, 1986, 1991). Несмотря на опровержение этой теории благодаря уникальным находкам из ордовика Марокко (Lefebvre et al., 2019), убедительно показавшим наличие амбулакральной системы у одного из представителей этой группы, детали морфологии скелета многих представителей, описанные в работах Джефриса, остаются во многом основополагающими для их изучения. Более того, наличие котурнопор, которые он трактовал как жаберные щели, заставляет искать корни стилофор в тесной связи с происхождением вторичноротых в целом. Поэтому в связи с балтийскими находками мы коснемся в этой статье проморфологии стилофор, под которой в российской литературе (Беклемишев, 1964; Рожнов, 2018) понимается анализ симметрии, и прежде всего взаимоотношение осей симметрии и их изменение в процессе онтогенеза и эволюции. Для описания мы используем систему обозначения скелетных элементов, предложенную Ж. Убагсом (Ubaghs, 1961, 1967) и слегка модернизированную в работах современных авторов (Lefebvre et al., 2022).

# МАТЕРИАЛ, ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ И МЕТОДИКА

В настоящей статье описано два новых вида рода Phyllocystis на основе материала из волховского горизонта (дапин, дарривилий) из трех местонахождений на востоке Ленинградской обл. (рис. 1). Единственный экземпляр Ph. baltica sp. nov. происходит из нижней части волховского горизонта (дикарей) (рис. 2). Он был найден на нижней поверхности одной из плит, которые были добыты и хранились для последуюшей транспортировки в карьере близ с. Путилово, расположенном на приладожском глинте в 50 км на восток от С.-Петербурга. Детальное обозначение слоев в этом карьере, применяемое рабочими карьера еще с XIX в., и их детальное описание (Дронов и др., 1993) позволяет указать точный уровень находки, несмотря на то,

что она происходит из плиты, перемещенной и складированной вперемежку с плитами других уровней дикарей. Литологические особенности указывают на нижнюю поверхность слоя "братвенник" пачки дикарей, расположенного в 1.1 м от основания волховского горизонта, совпадающего здесь с основанием дапинского яруса международной шкалы и, соответственно, среднего ордовика.

Второй вид Ph. cellularis sp. nov. описан на более многочисленном, но фрагментарном материале из Путиловского карьера, где он представлен одной слегка деформированной текой и двумя комплексами из нескольких разрозненных маргинальных табличек, один из комплексов со стилоконом. В обрыве левого берега р. Лынна из промывки одного слоя собраны многочисленные разрозненные маргинальные таблички (рис. 4, *в*, *г*; табл. VI, фиг. 1–7). Все образцы этого вида происходят из верхней части волховского горизонта (фризов) (рис. 1, 2).

Оригиналы хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. № 4125.

# ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ КЛАСС STYLOPHORA ПОДКЛАСС CORNUTA

СЕМЕЙСТВО COTHURNOCYSTIDAE BATHER, 1913

### Род Phyllocystis Thoral, 1935

### Phyllocystis baltica Rozhnov et Anekeeva, sp. nov.

Название вида baltica – от палеоконтинента Балтика.



**Рис. 1.** Карта Ленинградской обл. к востоку от Санкт-Петербурга. Пунктиром показан Балтийско-Ладожский глинт. Места находок отмечены звездами.



**Рис.** 2. Стратиграфическая схема нижнего и среднего ордовика Ленинградской обл. (по: Дронов, 1998; Dronov et al., 2003, с изменениями). Уровни находок отмечены стрелками. Обозначения: a – пелитоморфный известняк, в т.ч. сильно глинистый;  $\delta$  – глина; e – кварцевые пески и песчаники; e – глауконитовые пески; d – биокластический известняк; e – известняки и глины с железистыми оолитами; m – интенсивно биотурбированные породы с заполнением ходов контрастным к окружающей породе материалом; 3 – поверхности твердого дна со сверлениями Trypanites; u – поверхности твердого дна со сверлениями типа "карандашей";  $\kappa$  – иррегулярные поверхности твердого дна с железистой импрегнацией; n – поверхность с амфорообразными норками ("стекло"); m – бугорки Bergaueria на нижней поверхности пластов.

Голотип — ПИН, № 4125/1034, частично поврежденная тека с аулакофором; Ленинградская обл., Путиловский карьер; средний ордовик, низы дапинского яруса, низы волховского горизонта (дикари).

Описание (рис. 3). У единственного образца сохранилась тека со слегка вдавленной внутрь маргинальной табличкой М<sub>с</sub> и обломанным отходящим от него зигальным отростком. Тека хорошо очищена от породы с вентральной стороны и в задней половине - с дорсальной стороны. Аулакофор также слегка вдавлен внутрь теки вместе с правой и левой первыми маргиналями М, и М'. Несмотря на эту деформацию, тека реконструируется как имеющая вытянуто-сердцевидное симметричное очертание. Ее длина (31 мм) превышает ширину (26 мм) в 1.2 раза. Строение маргинального обрамления теки типичное для рода: шесть правых и четыре левых маргинали. Первая левая маргиналь чуть длиннее правой, и от ее правой части отходит относительно узкий зигальный отросток (ширина около 1 мм). Он обломан на конце, и его сохранившаяся длина 7 мм. Таким образом, шов между первыми маргиналями слегка смещен вправо от оси симметрии теки. Правая и левая вторые маргинали близки по размерам и изогнутой форме, но левая (7 мм длиной по прямой) чуть длиннее правой (6 мм длиной). Обе вторые маргинали являются наиболее массивными и широкими (их ширина до 6 мм). Правые третья, четвертая и пятая маргинали почти одинаковой длины и ширины (длина каждой 8–9 мм и ширина 3–4 мм). От пятой правой маргинали отходил зигальный отросток внутрь теки, но от него сохранилось лишь короткое основание. Шестая правая маргиналь симметрично изогнута, этот изгиб слегка смещен относительно оси теки вправо. Поэтому, несмотря на свое замыкающее положение в заднем обрамлении теки, она отнесена к правым маргиналям. Третья левая маргиналь самая длинная из всех (11 мм) при ширине 2.5 мм. Она почти прямая. Четвертая левая маргиналь длиной 9 мм. Ее дистальный конец слегка изогнут, что хорошо видно с левой стороны, и тем слегка нарушает симметрию изгиба задней части теки. Вентральная поверхность маргиналей гладкая, без скульптуры и четких выростов.

Таблички центрального покрова нижней части сохранились лишь частично.

Дуговидные таблички котурнопор сохранились вдавленными в вентральную поверхность теки.



Рис. 3. Phyllocystis baltica sp. nov., голотип ПИН, № 4125/1034: a - c вентральной стороны,  $\delta - c$  дорсальной стороны; s, e - прорисовка табличек: s - c вентральной стороны, e - c дорсальной стороны; Ленинградская обл., Путиловский карьер; средний ордовик, низы дапинского яруса, низы волховского горизонта (дикари).

Аулакофор общей длиной 28 мм. Его проксимальная часть слегка разрушена и чуть вдавлена внутрь теки. Она содержала четыре-пять рядов табличек, ее длина около 7 мм. Стилокон полукруглый снизу, вытянутый, длиной 4 мм и максимальной шириной (в проксимальной части) 3 мм. К его дистальной части, шириной 2.5 мм, присоединяются членики дистальной части avлакофора, такой же ширины в проксимальной части и постепенно сужающиеся до 2 мм дистально. С вентральной стороны членики дистального аулакофора полукруглые, верхняя сторона не видна. Длина члеников 0.8 мм. Длина сохранившейся части дистального аулакофора 24 мм. Число члеников около 32 (с учетом нескольких выпавших члеников). Дистальный конец обломан.

го вида Ph. blayaci Thoral, 1935 отличается более вытянутой формой теки, бо́льшими размерами и гладкой вентральной поверхностью маргиналей, а также более тонким зигальным выростом. От Ph. crassimarginata Thoral, 1935 отличается заметно вытянутой формой теки, гладкой вентральной поверхностью маргиналей и относительно менее широкими маргиналями. Замечания. Мы выделяем этот образец в

Сравнение. От наиболее близкого типово-

Замечания. Мы выделяем этот образец в новый вид, несмотря на то, что он сходен с наиболее крупными экземплярами типового вида, который автор рода выделял в отдельную форму. С Ph. salairica Dubatolova, 1985 и Ph. jingxiensis Han et Chen, 2008 сравнивать трудно из-за недостаточной сохранности этих видов и неполного их описания.

Материал. Голотип.

#### Phyllocystis cellularis Rozhnov et Anekeeva, sp. nov.

#### Табл. V, VI

# Название вида cellularis лат. – ячеистый.

Голотип — ПИН, № 4125/1028, частично сохранившаяся тека; Ленинградская обл., Путиловский карьер; средний ордовик, дарривильский ярус, верхняя часть волховского горизонта (фризы).

Описание (рис. 4–7). Тека овальная, слегка вытянутая в длину, с шестью правыми маргиналями и четырьмя левыми. От правой части первой левой маргинали отходит наискось вентральной поверхности теки узкий вырост, соединяющийся в центре вентральной поверхности с таким же узким выростом, отходящим от проксимальной части правой пятой маргинали. Из центральных табличек хорошо сохранилась лишь одна, соединенная с выростом первой левой маргинали. Она вытянутая и относительно крупная,  $2 \times 1$  мм. Максимальная ширина теки голотипа на уровне дистальной части вторых маргиналей (18 мм) составляет около трех четвертей (0.78) от длины теки (23 мм).

Правая и левая первые маргинали (М, и М) в месте контакта друг с другом образуют узкую (шириной 2.3 мм) овальную структуру для сочленения с аулакофором. М' прямая, длиной 4.5 мм. с длинным сужающимся отростком длиной 5 мм, отходящим от левой части этой таблички в сторону центра теки. М длиной 3.5 мм. Вторые маргинали (М, и М,) наиболее массивные; обе, правая и левая, дугообразно изогнуты. Их наружная сторона сильновыпуклая. На наружной поверхности ближе к дорсальной части видны отдельные округлые углубленные ячейки, диаметром до 0.4 мм. Длина M<sub>2</sub> 7.2 мм, а M<sub>2</sub> – 8 мм. М, прямая, длиной 4.9 мм, с редкими ячейками на боковой стороне. Ее проксимальный конец немного массивнее и шире, чем дистальный. М<sub>4</sub> слегка изогнута, почти прямая, длиной 6 мм. М<sub>5</sub> почти прямая, длиной 5.1 мм, с длинным узким отростком, отходящим почти от середины маргинали в сторону центра (слегка смещен дистально); длина отростка 6 мм. М<sub>6</sub> короткая, слегка дуговидно изогнута, длиной 5 мм. М<sub>3</sub> почти прямая, слегка изогнутая, длиной 7.6 мм. М<sub>4</sub> слегка дуговидно изогнута, с сильно выпуклой наружу боковой частью, длиной 8 мм. Сохранилось несколько центральных табличек теки, относительно крупных, длиной до 2 мм. От аулакофора остались лишь разрозненные таблички.

У экз. ПИН, № 4125/1029 сохранились четыре разрозненные таблички в породе: правая и левая вторые маргинали ( $M_2$  и  $M'_2$ ), третья и четвертая правые ( $M_3$  и  $M_4$ ). Дорсальные и боковые стороны всех этих маргиналей с крупноячеистой поверхностью, ячейки разделены узкими перегородками.  $M'_2$  отчетливо дуговидная, длинная (длиной 7 мм),  $M_2$  также дуговидная и примерно такой же величины.  $M_3$  прямая, длиной 3 мм.  $M_4$  (предположительно) почти прямая, длиной 6 мм.

Экз. ПИН, № 4125/1025 представлен пятью разрозненными маргинальными табличками и стилоконом от одной теки. М' дуговидная, длиной 9 мм. На ее внешней боковой и дорсальной стороне крупная ячеистость с ячейками до 1 мм. По направлению к дорсальной стороне ячейки становятся меньше, чем на боковой, а на вентральной они почти исчезают. М, дуговидная, длиной 7.5 мм. Модель ячеистости такая же, как и на М'. От М, сохранился только фрагмент проксимальной части, ячеистости на нем нет. М' длиной 7 мм, прямая со скошенной проксимальной половиной и более выпуклой дистальной. Ее проксимальная сочленовная поверхность треугольная, а дистальная – треугольная с округлой наружной боковой стороной. Слабая ячеистость в средней части боковой поверхности. М, прямая, короткая, длиной 4.1 мм. Ее сочленовная поверхность треугольная с прямым вентральным краем, выпуклым наружным дорсально-боковым и вогнутым внутренним краями. В центральной части боковой поверх-

Рис. 4. Phyllocystis cellularis sp. поv.: *a* – голотип ПИН, № 4125/1028: *a*1 – общий вид с вентральной стороны, *a*2 – маргинальная табличка M'<sub>2</sub>, вид с внешней стороны;  $\delta$  – экз. ПИН, № 4125/1029, разрозненные маргинальные таблички, принадлежащие, скорее всего, одному экземпляру; можно различить характерные вторые маргиналии M<sub>2</sub> и M'<sub>2</sub> (среди них наблюдаются также остатки других иглокожих – цилиндрические членики и экземпляр эокриноидеи рода Bolboporites); *e* – экз. ПИН, № 4125/1024, отдельная маргинальная табличка M'<sub>3</sub>: *e*1 – с дорсальной стороны, *e*2 – со стороны проксимальной сочленовной фасетки, *e*3 – со стороны дистальной сочленовной фасетки, *e*4 – с вентральной стороны (за проксимальную сочленовную фасетку здесь и далее принимается фасетка, расположенная на направленном в сторону аулакофора конце таблички, за дистальную – на направленном в противоположную сторону); *e* – экз. ПИН, № 4125/988, отдельная маргинальная табличка M<sub>3</sub>: *e*1 – с дорсальной стороны, *e*2 – со стороны проксимальной фасетки, *e*3 – со стороны дистальной фасетки, *e*4 – с вентральной стороны; Ленинградская обл., Путиловский карьер (*a*, *б*) и левый берег р. Лынна близ устья (*в*, *e*); средний ордовик, дарривильский ярус, верхняя часть волховского горизонта (фризы). Длина масштабной линейки – 1 мм.



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024



**Рис.** 5. Прорисовка голотипа Phyllocystis cellularis sp. nov. (*a*) и реконструкция положения его маргинальных табличек (*б*).

ности М<sub>3</sub> расположено несколько крупных ячеек. Стилокон конусовидно-цилиндрический, длиной 2.5 мм, шириной проксимально 2 мм и дистально 1.2 мм. Его расширенная проксимальная часть постепенно переходит в более узкую и ровную по ширине дистальную часть с нечеткой границей между ними и примерно одинаковой длины. Вдоль дорсальной поверхности проходит центральный продольный, округлый в поперечном очертании желобок диаметром 250 мкм, и два плохо сохранившихся параллельных боковых желобка. От центрального желобка отходят направо и налево почти под прямым углом две пары желобков диаметром 100 мкм. Дистальная пара расположена на расстоянии 400 мкм от дистального края стилокона, а вторая пара отстоит от этого края на 1000 мкм и на 300 мкм – от центральной части проксимального вогнутого края стилокона. Дистальная сочленовная поверхность стилокона плоская, с сетчатым стереомом (диаметр ячей 10 мкм). Проксимальная сочленовная поверхность сильно вогнутая, с лабиринтовидным стереомом из слегка вытянутых ячеек размером 10-15 мкм, расположенных извилистыми рядами.

Сравнение. Помимо маленьких размеров, хорошо отличается от остальных представителей рода характерной ячеистостью дорсальной и боковой поверхности маргинальных табличек, особенно на вторых и третьих маргиналях.

Замечания. Из одной промывки слоя зеленоватых глинистых мергелей из верхов волховского горизонта (фризы, средняя пачка переслаивания) отобраны многочисленные маргинальные таблички этого вида с характерной ячеистой поверхностью (ячейки округлой или овальной формы, диаметром до 1 мм и глубиной до 0.5 мм). Среди них пять экз. правой второй маргинали (M<sub>2</sub>) и 10 экз. левой второй маргинали (М.). Остальных маргиналей, место в теке которых не всегда точно определимо, по одной-три. Длина М, от 2.9 мм до 8.2 мм, в среднем 5.9 мм, а M' от 5.8 до 11 мм, в среднем 8.3 мм. В этом же слое найден стилокон сходной формы и размера с описанным из местонахождения в Путиловском карьере. Его общая длина 2.3 мм, ширина проксимально 2 мм, ширина дистально 1.2 мм.

В том же слое с разрозненными табличками в обнажении на р. Лынна встречены многочисленные, более сотни, мелкие маргинали с гладкой наружной поверхностью (рис. 7, e-3). Среди них хорошо идентифицируются правые и левые вторые маргинали,  $M_2$  и  $M'_2$ . Место в теке остальных табличек трудно определить достаточно точно. Перегиб вторых маргиналей находится ближе к проксимальному, более массивному концу. Их дистальная часть длинная, почти прямая и тонкая. Их форма ложковидная, а не дуговидная, как у более крупных типичных экземпляров Ph. cellularis sp. nov. Длина  $M_2$  от 2.8 до 4.5 мм, в



Рис. 6. Phyllocystis cellularis sp. nov., фотографии стилоконов и микроструктура: a – экз. ПИН, № 4125/1025d: a1 – вид с дорсальной стороны, a2 – вид с проксимальной стороны, a3 – вид с дистальной стороны, a4 – вид с вентральной стороны, a5 – микроструктура проксимальной стороны, a6 – микроструктура дистальной стороны; 6 – экз. ПИН, № 4125/1047:  $\delta1$  – вид с дорсальной стороны,  $\delta2$  – вид с проксимальной стороны,  $\delta3$  – вид с дистальной стороны,  $\delta4$  – вид с вентральной стороны;  $\delta1$  – вид с дорсальной стороны,  $\delta2$  – вид с проксимальной стороны,  $\delta3$  – вид с дистальной стороны,  $\delta4$  – вид с вентральной стороны;  $\delta$ , e – экз. ПИН, № 4125/1047:  $\delta1$  – вид с дорсальной стороны,  $\delta2$  – вид с проксимальной стороны,  $\delta3$  – вид с дистальной стороны,  $\delta4$  – вид с вентральной стороны;  $\delta$ , e – экз. ПИН, № 4125/995, микроструктура ячейки на внешней поверхности таблички  $M'_3(e)$  и микроструктура внутренней поверхности той же таблички  $M'_3(e)$ ;  $\partial$ , e – экз. ПИН, № 4125/988, микроструктура внутренней поверхности таблички  $M_3$ , в месте отхождения зигального отростка; Ленинградская обл., Путиловский карьер (a) и левый берег р. Лынна близ устья ( $\delta-e$ ); средний ордовик, дарривильский ярус, верхняя часть волховского горизонта (фризы).

среднем 3.7 мм. Длина  $M'_{2}$  от 2.6 до 4.9, в среднем 3.7 мм. Вместе с ними найдены многочисленные маленькие стилоконы длиной 1.1—1.7 мм (рис. 7, *a*, *б*). При максимальной длине стилокона 1.7 мм ширина дистальной части 0.55 мм и длина 0.95 мм, а ширина проксимальной части 0.95 мм при длине 0.75 мм. У экз. ПИН, № 5125/1040 при длине 1.5 мм ширина дистальной части 0.5 мм, ширина проксимальной части 1 мм при ее длине около 0.75 мм. У этого экземпляра хорошо сохра-

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024


Рис. 7. Phyllocystis cellularis sp. nov., разрозненные стилоконы и таблички из местонахождения в устье р. Лынна: *a* – стилокон, экз. ПИН, № 4125/1040; *б* – самый маленький из стилоконов в коллекции, экз. ПИН, № 4125/1048: *б*1 – вид с дорсальной стороны, *б*2 – вид с проксимальной стороны, *б*3 – вид с дистальной стороны, *б*4 – вид с вентральной стороны; *в*–*e* – вторые маргинальные таблички: *в* – экз. ПИН, № 4125/1042; *c* – экз. ПИН, № 4125/1044; *ж*, *з* – маргинальные таблички неустановленного положения: *ж* – экз. ПИН, № 4125/1045, *з* – экз. ПИН, № 4125/1047. Длина масштабной линейки – 1 мм.

нилась дорсальная поверхность с продольными и поперечными желобками. На ней хорошо видно, что боковые желобки заметно уже центрального и тупо заканчиваются изгибом вверх. Центральный желобок доходит до проксимального края стилокона. Парные поперечные желобки справа и слева слегка смещены друг относительно друга и доходят до боковых желобков. Самый маленький стилокон из этого слоя длиной 1.1 мм при ширине дистальной части 0.35 мм имеет ширину проксимальной части 0.6 мм при ее длине 0.45 мм. Таким образом, маленькие стилоконы отличаются от типичных для этого вида крупных относительно более длинной дистальной частью и более резким переходом от дистальной к проксимальной части. Возможно, это остатки молодых особей Ph. cellularis sp. nov. Если это предположение верно, то ячеистость поверхности маргиналей появляется при размерах М, не менее 3 мм. Но не исключено, что из-за необычных пропорций и формы вторых маргиналей эти мелкие таблички принадлежат новому виду Phyllocystis с маленькими размерами теки – около 10 мм.

Распространение. Ленинградская обл., Путиловский карьер и обнажение на левом берегу р. Лынна близ ее устья; верхняя часть волховского горизонта (фризы), дапинский ярус и низы дарривильского яруса.

Материал. Кроме голотипа, два комплекса разрозненных табличек от одной теки и 38 маргинальных табличек, преимущественно вторых. Кроме того, вместе с табличками в слое на берегур. Лынна найдено большое количество мелких стилоконов.

### ОБСУЖДЕНИЕ

### Экологические особенности и палеогеографическое распространение

Тека Phyllocystis baltica sp. nov. была найдена на нижней поверхности слоя, называемого рабочими карьера "братвенник", почти в прижизненном положении. Очевидно, этот экземпляр жил во время отложения тонкого слоя известковистых глин, подстилавших этот слой известняка. Это указывает на спокойные тиховодные

условия ниже базиса обычных и нормальных штормовых волн во время его жизни, сменившиеся на момент гибели и захоронения бурной обстановкой сильных штормов, во время которых образовался слой известняка из сильно раздробленных карбонатных скелетных элементов разнообразных животных, обитавших на месте и сносившихся с многочисленных слегка возвышавшихся над дном биогермов. Подобные особенно сильные шторма могли происходить с периодичностью в несколько сотен или тысяч лет (Дронов, 1998). Условия были холодноводные, с сезонно меняющейся температурой. Об этом свидетельствуют кольца нарастания в скелете некоторых иглокожих и отсутствие хемогенного кальцита (Dronov, Rozhnov, 2007).

Билатерально-симметричное очертание теки свидетельствует, что экземпляр жил в условиях слабого течения и мог передвигаться ундулирующими движениями аулакофора, имевшего, видимо, мощную мускулатуру в своей проксимальной части. Аулакофор служил для сбора пищи из придонной взвеси, которую взмучивал своими движениями (Рожнов, Парсли, 2017). Пищевые частицы с помощью амбулакральных щупалец (Lefebvre et al., 2019) поступали в пищесборный желобок, проходящий по дорсальной поверхности дистальной части аулакофора и стилокона, и направлялись далее в глотку, находящуюся в проксимальной части аулакофора.

Новые находки стилофор в ордовике Балтики позволяют уточнить их биогеографические связи с другими континентами. Все три балтийских вида корнут, в т.ч. описанный panee Babinocystis dilabidus, происходят из волховского горизонта (Рожнов, 1990). Они были, как и близкие к ним перигондванские корнуты, холоднолюбивыми (Dronov, Rozhnov, 2007). В Балтике эти корнуты обитали в мелководных условиях, в отличие от гондванских, приуроченных к относительно глубоководным биотопам. В Польше изолированные таблички корнут встречены в отложениях горизонтов ухаку и хальяла (подгоризонт идавере) (Pisera, 1994), где эти животные обитали в более теплое время, но, видимо, в глубоководных условиях. В верхнеордовикских отложениях Ленинградской обл. (горизонт хальяла, сандбийский ярус) были описаны только митратные стилофоры Lagynocystis cf. pyramidalis (Rozhnov et al., 2019) и встречен еще не описанный Anatiferocystis sp., все они были приурочены к мелководным и тепловодным условиям. В Хирнантии Норвегии известна аномалоциститидная

митрата Barrandeocarpos norvegicus, обитавшая в холодноводных условиях (Craske, Jefferies, 1989). Балтийские стилофоры из дапина указывают на возможную биогеографическую связь с афро-европейской частью Гондваны уже в начале среднего ордовика. Более широкие биогеографические связи Балтики с Гондваной и Лаврентией установились в позднем ордовике, после сужения океана Япетус.

### Осевая симметрия и общая проморфология

В статье Б. Лефевра с соавт. (Lefebvre et al., 2019) убедительно показано, что отросток стилофор является не задним хвостовым, а передним пищесборным, с характерным для иглокожих наличием амбулакрального канала с отходящими от него щупальцами – аулакофором по терминологии Убагса (Ubaghs, 1961, 1967). На этом основании, и учитывая наличие стереомного скелета, делается вывод, что эти иглокожие не могут иметь прямого отношения к общему предку амбулакрарий (иглокожие + полухордовые), к происхождению хордовых (Jefferies, 1986) и, тем более, к происхождению вторичноротых в целом (обзор см. в: Lefebvre et al., 2019). Более того, несмотря на неясное филогенетическое положение стилофор среди типа иглокожих, Лефевр с соавт. полагают, что стилофоры не имеют прямого отношения к происхождению типа иглокожих и лишь отражают разнообразие путей эволюции этого типа (Lefebvre et al., 2019). Тем не менее, благодаря полученным этими авторами убедительным данным о наличии амбулакральной системы в пищесборном отростке стилофор (Lefebvre et al., 2019), можно сделать некоторые дополнительные важные выводы о сходстве этих необычных иглокожих с другими вторичноротыми, и об отличии от других иглокожих. Во-первых, интерпретация пищесборного отростка стилофор как аулакофора, несущего пищесборный желобок с протягивающимся вдоль него амбулакральным каналом, позволяет выявить особенности его осевой симметрии. При такой интерпретации переднезадняя ось протягивалась ото рта, находившегося в проксимальной части аулакофора, к анусу на противоположном конце теки. Расположение рта и ануса на противоположных концах тела указывает на отсутствие торсии в онтогенезе этих иглокожих и гомологию переднезадней оси взрослого животного личиночной оси, что позволяет сравнивать симметрию стилофор непосредственно с симметрией личинок современных иглокожих. Вместе с тем, у Phyllocystis обращает на себя

внимание хорошо выраженная в его общем облике гидродинамическая переднезадняя ось направления, противоположного анатомической оси и исходной личиночной оси. Сравнение с вероятными его предками показывает, что двусторонняя симметрия его облика вторична, и ее появление могло быть связано либо с переходом к активному движению задом наперед, либо с расположением заднего конца против течения. В последнем случае экскременты из ануса будут выноситься на теку и далее к котурнопорам и аулакофору, что не функционально с физиологической точки зрения, и потому такое положение маловероятно.

Во-вторых, наличие амбулакральной системы предполагает существование гидропоры. За гидропору принимают обычно правое адоральное отверстие в виде бороздки или отверстия на правой адоральной табличке, расположенное, соответственно, с правой стороны от места вхождения аулакофора в теку (Ubaghs, 1967; Lefebvre, 2002; Lefebvre et al., 2019, 2022). Таким образом, у стилофор гидропора находилась справа от переднезадней оси (рот-анус) (рис. 8), что противоположно левому расположению гидропоры у билатеральной личинки современных иглокожих. При этом правое положение гидропоры сочетается с меньшей длиной правой стороны тела относительно левой у корнутных стилофор с билатерально-асимметричным очертанием теки, и расположением здесь ряда котурнопор. Расположение гидропоры на правой стороне тела можно объяснить одной из двух выдвигаемых нами гипотез. Первая из них из них предполагает, что стилофоры были правосторонними животными, в отличие от современных левосторонних иглокожих. То есть, у них в амбулакральную систему развивались правые средний и передний целомы, а не левые, как у остальных иглокожих. Против этой гипотезы свидетельствует почти полное отсутствие других правосторонних иглокожих. Тем не менее, существует исключение как раз среди стилофор: у ордовикского Peltocystis cornuta Thoral, 1935 известны как правые, так и левые формы (Ubaghs, 1967), причем формы с инверсией симметрии часто встречаются в нижнем ордовике Франции (Ubaghs, 1994; Lefebvre, Vizcaïno, 1999), но не встречаются в одновозрастных отложениях Марокко, что объясняют различиями палеоэкологических обстановок их обитания (Lefebvre, Botting, 2007). Кроме того, у морских ежей известны личинки с развивающимися структурами амбулакральной системы из правого гидроцеля вместо левого. Такие личин-



**Рис. 8.** Реконструкция стилофоры рода Phyllocystis с обозначением переднезадней оси и положения правого адорального отверстия (по: Рожнов, 2018, с изменениями).

ки выглядят как зеркально отраженные обычные левосторонние личинки (Ohshima, 1922). Такие правосторонние личинки изредка появляются при их искусственном разведении, но иногда и вылавливаются из естественных местообитаний. Личинки доживают до метаморфоза, но после метаморфоза юные морские ежи внешне ничем не отличаются от развившихся из левосторонних (Ohshima, 1922). Среди большинства иглокожих существование правосторонних форм взрослых особей является не более чем редким отклонением от нормы (Rozhnov, 2002), однако на основании этого возможность правосторонности стилофор нельзя исключать полностью.

Согласно другой возможной гипотезе, брюшная сторона стилофор соответствует спинной стороне билатеральных личинок иглокожих и других беспозвоночных животных, т.е., они были перевернутыми по сравнению с ними. В пользу второй гипотезы свидетельствует расположение котурнопор, вероятно, гомологичных жаберным шелям хордовых животных. в передней части правой стороны спинной поверхности корнутных стилофор. В этом проявляется их сходство с хордовыми животными, которые по своим анатомическим (Малахов, 1982, 1996) и молекулярно-генетическим особенностям (Arendt, Nübler-Jung, 1994, 1999) являются перевернутыми относительно остальных беспозвоночных животных

Еще один важный вывод, вытекающий из наличия у стилофор амбулакральной системы, связан с расположением у них зоны роста. Постериорная локализация зоны роста с прогениторными клетками как основным ресурсом роста и развития организма прослеживается практически у всех представителей Bilateria (Isaeva, Rozhnov, 2022). У Phyllocystis, как и у других стилофор, мы наблюдаем обратную картину – зона роста у них является антериорной. С этой точки зрения аулакофор является ростовым аналогом хвоста позвоночных, с реверсивно расположенной зоной роста. Вместе с тем, отсутствие постериорной зоны роста у стилофор, как и у всех иглокожих, может быть вторичным, результатом ее утраты. Об этом свидетельствует развитие стебля у стебельчатых иглокожих, формирующегося на противоположной стороне от зоны роста амбулакральной системы после прикрепления личинки и начала торсионного процесса. Так, у современных морских лилий зона роста тоже находится сначала у переднего конца осевшей и прикрепившейся личинки, и дает начало формированию вокруг зачатка рта амбулакральной системы и ее росту при перемещении рта в результате торсии на противоположный бывший задний конец личинки. На бывшем же переднем конце прикрепившейся личинки начинает формироваться и расти стебель с зоной роста, появившейся здесь благодаря внедрению сюда заднего правого целома. Таким образом, стебель морских лилий возникает в результате морфогенетического соединения заднего целома и переднего конца (преоральной лопасти) после оседания личинки на грунт. Возможно, в правом заднем целоме в этом случае реактивируется предковая задняя зона роста.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, находки двух новых видов Phyllocystis в породах волховского горизонта в Ленинградской обл. раскрывают дапинский и переход к дарривильскому этапу развития этого знакового для стилофор рода, и показывают палеогеографические особенности распространения Phyllocystis, связанные с его появлением в Балтике и приуроченностью к холодноводным, достаточно глубоководным (с обычно низкой гидродинамической активностью) условиям обитания. Анализ морфологии этого рода и других стилофор показал, что гидропора у них находится справа от переднезадней оси, в отличие от всех остальных представителей иглокожих. Для объяснения такого положения гидропоры предложены две гипотезы. Одна гипотеза объясняет правое положение гидропоры стилофор развитием в онтогенезе правых переднего и среднего целомов вместо левых, то есть, зеркальным развитием целомов по отношению к остальным иглокожим. Другая гипотеза предполагает перевернутость стилофор по отношению к другим иглокожим и всем остальным беспозвоночным, т.е., у них поменялись местами по отношению к грунту брюшная и спинная стороны. В этом может быть их сходство с хордовыми животными. Какая из этих гипотез окажется правильной, покажут дальнейшие исследования, связанные с индивидуальной и возрастной изменчивостью стилофор.

\* \* \*

Авторы выражают благодарность Д.А. Малиновскому (С.-Петербург) за препарирование голотипа Ph. baltica sp. nov., Дж. Савиллу (Jeremy Savill) (WesternGeco, Великобритания) за помощь в добыче этого образца, Н.К. Семёнову (Научно-технический центр Единой энергетической системы, С.-Петербург) за переданные для изучения и описания экземпляры Ph. cellularis sp. nov., а также Б. Лефевру (Bertrand Lefebvre) (Centre national de la recherche scientifique, Париж, Франция) за предоставленную литературу и А.В. Дронову (Геологический ин-т РАН, Москва) за ценные замечания.

Эта статья является вкладом в международный проект International Geoscience Program (IGCP) Project 735 — Rocks and the Rise of Ordovician Life.

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. М.: Наука, 1964. 433 с.

Дронов А.В. Штормовая седиментация в нижнеордовикских карбонатно-терригенных отложениях окрестностей Санкт-Петербурга // Бюлл. Моск. обва испыт. прир. Отд. геол. 1998. Т. 73. Вып. 2. С. 43–51.

Дронов А.В., Савицкий Ю.В., Цыганова Е.А. Карбонатный ордовик окрестностей С.-Петербурга: стратиграфия дикарей // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. 1993. Вып. 3 (№ 21). С. 36–41.

*Малахов В.В.* Новый взгляд на происхождение хордовых // Природа. 1982. № 5. С. 12–19.

*Малахов В.В.* Происхождение хордовых животных // Соросовский образовательный журн. 1996. № 7. С. 2–9.

*Рожнов С.В.* Новые представители класса Stylophora (иглокожие) // Палеонтол. журн. 1990. № 4. С. 37–48.

Рожнов С.В. Архитектоника и проморфология Меtazoa как основа реконструкции онтогенеза и филогенеза вымерших таксонов // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия. М.: ПИН РАН, 2018. С. 39–52.

*Рожнов С.В., Парсли Р.Л.* Новый род корнут (Homalozoa: Echinodermata) из верхов среднего кембрия (ярус 3, фуронгий) северного Ирана: положение в системе и функциональная морфология // Палеонтол. журн. 2017. № 5. С. 46–55.

Arendt D., Nübler-Jung K. Inversion of dorsoventral axis? // Nature. 1994. V. 371 (6492). P. 26.

*Arendt D., Nübler-Jung K.* Comparison of early nerve cord development in insects and vertebrates // Development. 1999. V. 126. P. 2309–2325.

*Craske A.J., Jefferies R.P.S.* A new mitrate from the upper Ordovician of Norway, and a new approach to subdividing a plesion // Palaeontology. 1989. V. 32. Pt 1. P. 69–99.

*Dronov A.V., Koren T.N., Tolmacheva T.Ju. et al.* "Volkhovian" as a name for the third global stage of the Ordovician System // Correlacion Geologica. 2003. № 17. P. 59–63.

*Dronov A., Rozhnov S.* Climatic changes in the Baltoscandian basin during the Ordovician: sedimentological and palaeontological aspects // Acta Palaeontol. Sin. 2007. V. 46. P. 108–113.

*Isaeva V.V., Rozhnov S.V.* Transformation of the ancestral body plan and axial growth in echinoderms: ontogenetic and paleontological data // Paleontol. J. 2022. V. 56.  $\mathbb{N}$  8. P. 863–886.

*Jefferies R.P.S.* The subphylum Calcichordata (Jefferies 1967) primitive fossil chordates with echinoderm affinities // Bull. Brit. Museum (Natur. Hist.) (Geol.). 1968. V. 16.  $\mathbb{N}_{2}$  6. P. 243–339.

*Jefferies R.P.S.* The Ancestry of the Vertebrates. L.: British Museum (Natural History), 1986. 376 p.

*Jefferies R.P.S.* Two types of bilateral symmetry in the Metazoa: chordate and bilaterian // Biological Asymmetry and Handedness / Eds. Bock G.R., Marsch J. Chichester: Wiley, 1991. P. 94–127.

*Lefebvre B.* Functional morphology of stylophoran echinoderms // Palaeontology. 2002. V. 46. P. 511–555.

*Lefebvre B., Botting J.P.* First report of the mitrate Peltocystis cornuta Thoral (Echinodermata, Stylophora) in the Lower Ordovician of central Anti-Atlas (Morocco) // Ann. Paléontol. 2007. V. 93. P. 183–198.

*Lefebvre B., Guensburg T.E., Martin E.L.O. et al.* Exceptionally preserved soft parts in fossils from the Lower Ordovician of Morocco clarify stylophoran affinities within basal deuterostomes // Geobios. 2019. V. 52. P. 27–36.

Lefebvre B., Nohejlová M., Martin E.L.O. et al. New Middle and Late Ordovician cornute stylophorans (Echinodermata) from Morocco and other peri-Gondwanan areas // The Great Ordovician Biodiversification Event: Insights from the Tafilalt Biota, Morocco / Eds. Hunter A.W., Álvaro J.J., Lefebvre B. et al. L., 2022. P. 345–522 (Geol. Soc., Spec. Publ. № 485).

*Lefebvre B., Rozhnov S.V., Fatka O.* Lower Palaeozoic "carpoid" echinoderms of Baltica: palaeoecological and palaeobiogeographic implications // Abstracts of the Sixth Baltic Stratigraphical Conference / Eds. Koren T., Ev-dokimova I., Tolmacheva T. St. Petersburg: A.P. Karpinsky All Russian Geol. Res. Inst., 2005. P. 68–69.

*Lefebvre B., Vizcaïno D.* New Ordovician cornutes (Echinodermata, Stylophora) from Montagne Noire and Brittany (France) and a revision of the order Cornuta Jaekel, 1901 // Geobios. 1999. V. 32. P. 421–458.

*Ohshima H.* Reversal of asymmetry in the pluteus of Echinus miliaris // Phil. Trans. R. Soc., Ser. B. 1922. V. 92. P. 168–177.

*Pisera A*. Echinoderms of the Mójcza Limestone // Palaeontol. Pol. 1994. V. 53. P. 283–307.

*Rozhnov S.V.* Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // Paleontol. J. 2002. V. 36. Suppl. 6. P. 525–674.

*Rozhnov S.V., Mirantsev G.V., Terentiev S.S.* First report of the mitrate Lagynocystis (Echinodermata: Stylophora) in the Ordovician of the Baltic paleobasin // Zoosymposia. 2019. V. 15.  $\mathbb{N}$  1. P. 115–122.

*Ubaghs G.* Un échinoderme nouveau de la classe des carpoïdes dans l'Ordovicien inférieur du département de l'Hérault (France) // C. R. Acad. Sci. Paris. 1961. T. 253. P. 2565–2567.

*Ubaghs G.* Stylophora // Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. S, Echinodermata, 1 / Ed. Moore R.C. N.Y.: Univ. Kansas; Geol. Soc. America, 1967. P. S495–S564.

*Ubaghs G.* Echinodermes nouveaux (Stylophora, Eocrinoidea) de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire (France) // Ann. Paléontol. 1994. V. 80. P. 107–141.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024

### Объяснение к таблице V

Фиг. 1–7. Phyllocystis cellularis sp. nov., экз. ПИН, № 4125/1025: 1а – общий вид с дорсальной стороны, 16 – общий вид с вентральной стороны; 2–7 – детальные фото отдельных частей этого же экземпляра: 2 – стилокон, экз. ПИН, № 4125/1025d: 2а – вид с дорсальной стороны, 26 – вид слева, 2в – вид справа, 2г – вид с вентральной стороны; 3 – маргинальная табличка М', экз. ПИН, № 4125/1025a: 3а – вид с дорсальной стороны, 36 – со стороны проксимальной фасетки, 3в – со стороны дистальной фасетки, 3г – с вентральной стороны; 4 – маргинальная табличка М, экз. ПИН, № 4125/1025b: 4a – вид с дорсальной стороны; 5 – маргинальная табличка М, экз. ПИН, № 4125/1025b: 4a – вид с дорсальной стороны; 5 – маргинальной фасетки, 4в – со стороны дистальной фасетки, 4г – с вентральной стороны; 5 – маргинальной фасетки, 5в – со стороны дистальной фасетки, 5г – с вентральной стороны; 6 – фрагмент маргинальной табличка М', экз. ПИН, № 4125/1025c: 5а – вид с дорсальной стороны; 6 – фрагмент маргинальной фасетки, 5в – со стороны дистальной фасетки, 5г – с вентральной стороны; 6 – фрагмент маргинальной фасетки, 6в – с вентральной стороны (дистальная фасетка не сохранилась); 7 – маргинальная табличка М, экз. ПИН, № 4125/1025c: 5а – вид с дорсальной стороны; 66 – со стороны проксимальной фасетки, 6в – с вентральной стороны (дистальная фасетка не сохранилась); 7 – маргинальная табличка М, экз. ПИН, № 4125/1025c: 6а – вид с дорсальной стороны; 66 – со стороны проксимальной фасетки, 7г – с вентральной стороны; 7 – маргинальная табличка М, экз. ПИН, № 4125/1025c: 7а – вид с дорсальной стороны; 76 – со стороны проксимальной фасетки, 7г – с вентральной стороны; Деиинградская обл., Путиловский карьер; средний ордовик, дарривильский ярус, верхняя часть волховского горизонта (фризы). Длина масштабной линейки 1 мм.

# Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–7. Phyllocystis cellularis sp. nov., отдельные маргинальные таблички: 1 – М<sub>2</sub>, экз. ПИН, № 4125/997: 1а – вид с дорсальной стороны, 16 – со стороны проксимальной фасетки, 1в – со стороны дистальной фасетки, 1г – с вентральной стороны; 2 – М<sub>2</sub>, экз. ПИН, № 4125/1023: 2а – вид с дорсальной стороны, 2б – со стороны проксимальной фасетки, 2в – со стороны дистальной фасетки, 2г – с вентральной стороны; 3 – М. экз. ПИН, № 4125/1030: За – вид с дорсальной стороны, 3б – со стороны проксимальной фасетки, 3в – со стороны дистальной фасетки, 3г – с вентральной стороны; 4 – М, экз. ПИН, № 4125/1031: 4а – вид с дорсальной стороны, 4б - со стороны проксимальной фасетки, 4в - со стороны дистальной фасетки, 4г - с вентральной стороны; 5 – табличка неопределенного положения, экз. ПИН, № 4125/989: 5а – вид с дорсальной стороны, 56, 5в – вид со стороны фасеток, 5г – вид с вентральной стороны (дорсальная и вентральная стороны здесь и далее определяются по наличию скульптуры на первой и/или большей уплощенности второй, однако из-за неопределенности положения таблички относительно остального скелета ориентировка фасеток не указывается); 6 – табличка неопределенного положения, экз. ПИН, № 4125/1032: 6а – вид с дорсальной стороны, 66, 6в – вид со стороны фасеток, 6г – вид с вентральной стороны; 7 – табличка неопределенного положения, экз. ПИН, № 4125/993: 7а – вид с дорсальной стороны, 7б, 7в – вид со стороны фасеток, 7г – вид с вентральной стороны; Ленинградская обл., Путиловский карьер; средний ордовик, дарривильский ярус, верхняя часть волховского горизонта (фризы). Длина масштабной линейки 1 мм.

# First Specimens of the Cornutan Stylophora *Phyllocystis* (Echinodermata) in the Ordovician (Volkhov Regional Stage, Dapingian and Darrivilian) of Baltica and Special Aspects of Stylophora Axial Symmetry

# S. V. Rozhnov<sup>1</sup>, G. A. Anekeeva<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

Described two new species of cornutan stylophora of the genus *Phyllocystis* from the Volkhov Regional Stage (Middle Ordovician, Dapingian) of Baltica. This points to the biogeographic connection between Afro-European part of Gondwana and Baltica since the very beginning of the Middle Ordovician. Both species were confined to cold-water, shallow conditions with low water mobility. Analysis of the axial symmetry of the stylophora and the location of the hydropore indicates the absence of torsion in their ontogeny and the location of the ambulacral system to the right of their anteroposterior axis. To explain this structure, two alternative hypotheses have been proposed: 1) inversion inversion in the development of right and left coelomes; 2) inverted state of stylophora compared to other invertebrates, what makes them similar to the chordates in terms of the position of the dorsal and ventral sides.

*Keywords:* Echinodermata, Stylophora, Ordovician, Baltica, biogeography, torsion, symmetry, anteroposterior axis



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024 (ст. Рожнова, Анекеевой)



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024 (ст. Рожнова, Анекеевой)

УДК 56.016.3:551.734.5(470.57)

# РАLMATOLEPIS ABRAMOVAE SP. NOV. – НОВЫЙ ВИД КОНОДОНТОВ ИЗ МАКАРОВСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ФАМЕНСКОГО ЯРУСА (ВЕРХНИЙ ДЕВОН) ЗАПАДНОГО СКЛОНА ЮЖНОГО УРАЛА

© 2024 г. Р.Ч. Тагариева\*

Институт геологии УФИЦ РАН, Уфа, 450077 Россия

\*e-mail: trezeda88@mail.ru

Поступила в редакцию 11.09.2023 г. После доработки 12.10.2023 г. Принята к публикации 12.10.2023 г.

Описан новый вид конодонтов рода Palmatolepis — Pa. abramovae sp. nov. из отложений макаровского горизонта фаменского яруса по материалам четырех разрезов западного склона Южного Урала: Большая Барма, Аккыр, Ряузяк и Кук-Караук. Приведен онтогенетический ряд описанного вида и его возможные филогенетические взаимосвязи. Pa. abramovae sp. nov. является характерным видом для зоны Upper triangularis.

*Ключевые слова:* конодонты, род Palmatolepis, новый вид, верхний девон, фаменский ярус, макаровский горизонт, западный склон Южного Урала

DOI: 10.31857/S0031031X24020084, EDN: FHCBVJ

#### введение

Макаровский горизонт, или слои с Cheiloceras, Zilimia polonica и Cyrtospirifer archiaci (Mapковский, 1948, 1975), на западном склоне Южного Урала соответствует интервалу стандартных конодонтовых зон фаменского яруса Upper triangularis, crepida, rhomboidea и Lower marginifera (Субрегиональные ..., 1993; Барышев, Абрамова, 1996; Абрамова, 1999; Состояние изученности..., 2008). Зональные ассоциации конодонтов горизонта содержат таксоны родов Ancyrognathus, Icriodus, Mehlina, Palmatolepis, Pelekysgnathus, Polygnathus, Polylophodonta и Vjaloviodus (Koнонова, 1969; Кононова, Липина, 1971; Путеводитель..., 1995: Абрамова, 1999: Abramova, Artvushkova, 2004; Artyushkova et al., 2011; Tagarieva, 2013, 2020; Тагариева, Мизенс, 2015; Тагариева, Артюшкова, 2020). Род Palmatolepis представлен богатым видовым и количественным разнообразием, среди которого выявлен новый вид Palmatolepis abramovae sp. nov., ранее не описанный в литературе.

Изученный материал по конодонтам происходит из четырех классических разрезов Южного Урала: Большая Барма, Аккыр, Ряузяк и Кук-Караук, расположенных в Западно-Уральской внешней зоне складчатости (рис. 1). Отложения макаровского горизонта в рассматриваемых разрезах сложены светло-серыми органогенно-полидетритовыми известняками, содержащими многочисленные остатки члеников криноидей, раковины брахиопод, ругозы, конодонты и ихтиофауну (рис. 2).

В изученных комплексах конодонтов Palmatolepis abramovae sp. nov. встречается совместно c Palmatolepis arcuata Schülke, 1995, Pa. barskovi Tagarieva et Artyushkova, 2020, Pa. clarki clarki Ziegler, 1962, Pa. clarki gablei Schülke, 1995, Pa. delicatula delicatula Branson et Mehl, 1934, Pa. delicatula platys Ziegler et Sandberg, 1990, Pa. d. postdelicatula Schülke, 1995, Pa. lobicornis Schülke, 1995, Pa. minuta minuta Branson et Mehl, 1934, Pa. perlobata perlobata Ulrich et Bassler, 1926, Pa. protorhomboidea Sandberg et Ziegler, 1973, Pa. quadrantinodosalobata praeterita Schülke, 1995, Pa. sandbergi Ji et Ziegler, 1993, Pa. spathula Schülke, 1995, Pa. subperlobata Branson et Mehl, 1934, Pa. tenuipunctata Sannemann, 1995, Pa. triangularis Sannemann, 1995. Ассоциации конодонтов дополняются Ancyrognathus cryptus Ziegler, 1962, Icriodus alternatus alternatus Branson et Mehl, 1934, I. a. helmsi Sandberg et Dreesen, 1984, I. aff. deformatus Han, 1987, I. iowaensis iowaensis Youngquist et Peterson, 1947, Polygnathus brevilaminus Bran-



**Рис.** 1. Схема расположения изученных разрезов: A - обзорная карта России, прямоугольником обозначен районисследования (см. выделение); <math>B - расположение изученных разрезов. Обозначения: 1, 2 – населенные пункты; 3 –границы Западно-Уральской внешней зоны складчатости;4 – изученные разрезы.

son et Mehl, 1934, Po. praecursor Matyia, 1993 и Pelekysgnathus planus Sannemann, 1995. По наличию зонального вида Palmatolepis minuta minuta и сопутствующих характерных форм в выделенных комплексах интервал соотносится с конодонтовой зоной Upper triangularis, что соответствует нижней части макаровского горизонта (рис. 2).

Во многих известных разрезах западного склона Южного Урала (Кукташ, Менлым, Зиган и др.) в основании макаровского горизонта фиксируется стратиграфический перерыв, равный интервалу от одной до нескольких конодонтовых зон (Абрамова, 1999; Abramova, Artyushkova 2004; Artyushkova et al., 2011). Разрезы Большая Барма, Аккыр, Ряузяк и Кук-Караук являются уникальными полными последовательностями от верхнего франа до нижнего фамена, в которых можно изучить комплексы конодонтов в непрерывной стратиграфической последовательности. Во всех изученных разрезах Palmatolepis abramovae sp. nov. встречен в отложениях основания макаровского горизонта, в конодонтовой зоне Upper triangularis. Этот новый вид, по мнению автора, может рассматриваться как характерный вид – эквивалент зонального вида, появление которого определяет нижнюю границу макаровского горизонта.

Коллекция конодонтов включает в себя 215 экз. вида Palmatolepis abramovae sp. nov., которая хранится в лаб. стратиграфии палеозоя Ин-та геологии УФИЦ РАН (г. Уфа) (ИГ УФИЦ РАН) под № 165.

Фотографирование конодонтов выполнено на сканирующем электронном микроскопе в ИГ УФИЦ РАН (г. Уфа). При описании вида автор придерживалась плана описания и терминологии конодонтовых элементов (рис. 3), принятых в России (Барсков и др., 1975), и использовала пространственную ориентировку конодонтовых элементов, предложенную в работе (Purnell et al., 2000).

# СЕМЕЙСТВО POLYGNATHIDAE BASSLER, 1925 Род Palmatolepis Ulrich et Bassler, 1926 Palmatolepis abramovae Tagarieva, sp. nov. Табл. VII, фиг. 1–14

Palmatolepis sp.: Тагариева, Артюшкова, 2020, рис. 3, фиг. 12.

Название вида — в память Алевтины Абрамовой, стратиграфа и исследователя остракод девона западного склона Южного Урала и Русской платформы.

Голотип – ИГ УФИЦ РАН № 165/10-10, синистральный Р<sub>1</sub>-элемент; западный склон Южного Урала, Республика Башкортостан, Ишимбайский р-н, прав. берег р. Ряузяк, в 5 км выше д. Саргаево, разрез Ряузяк, обр. T12-123; верхний девон, фаменский ярус, нижний подъярус, макаровский горизонт, зона Upper triangularis (табл. VII, фиг. 1).



**Рис. 2.** Схема корреляции отложений макаровского горизонта изученных разрезов западного склона Южного Урала. Обозначения: *1* – известняки, *2* – органогенно-полидетритовые известняки, *3* – фауна (*a* – брахиоподы, *б* – ругозы, *в* – криноидеи), *4* – перерыв, *5* – стратиграфический интервал распространения вида Palmatolepis abramovae sp. nov., *6* – интервалы отобранных образцов, *7* – образцы, в которых встречены Pa. abramovae sp. nov., *8* – мощность в метрах.

Описание. Р<sub>1</sub>-элемент с неправильноокругло-треугольной платформой, имеющей отчетливо выраженную широкую длинную лопасть. Лопасть округленно-заостренная, расположена на уровне или несколько вентральнее главного зубца, оконтурена неглубокими вентральным и дорсальным синусами. Дорсальная часть платформы короткая, широкая, со слегка заостренным или округлым дорсальным концом. Дорсальный конец у декстральных элементов направлен в синистральную, у синистральных элементов в декстральную стороны. Каудаль-



**Рис.** 3. Морфология Р<sub>1</sub>-элементов рода Palmatolepis.

но-дорсальная часть платформы значительно шире рострально-дорсальной части. Осевой гребень слабо дугообразно изогнут. Вентральная карина низкая, состоит из закругленных зубцов, постепенно понижающихся к главному зубцу Р,элемента. Дорсальная карина состоит из цепочки трех-шести отдельно стоящих зубцов и обычно не достигает дорсального конца платформы. Главный зубец отчетливый, значительно крупнее зубцов осевого гребня, тупоконический. Может присутствовать вторичная карина. Свободный лист короткий, несет один-три высоких зубца, составляет 1/5-1/7 длины платформы, иногда отсутствует. Оральная поверхность платформы равномерно орнаментирована беспорядочно расположенными бугорками. Аборальная поверхность платформы гладкая с тонким килем и точечной базальной полостью.

Размеры голотипа в мм: длина Р<sub>1</sub>-элемента – 1.0, ширина Р<sub>1</sub>-элемента с учетом лопасти – 0.83.

Изменчивость вида проявляется в очертании дорсального конца платформы, который варьирует от широкого округлого (табл. VII, фиг. 1, 2, 4, 7–9, 12–14) до зауженного и заостренного (табл. VII, фиг. 3, 6, 10, 11). У некоторых экземпляров на стыке лопасти и вентрального края платформы присутствует небольшая выпуклость (табл. VII, фиг. 1, 3, 6, 9, 10, 14).

Онтогенетические изменения. В коллекции конодонтов присутствуют юношеские, взрослые и старческие экземпляры (рис. 4). Мелкие (юные) формы не встречены.

У юношеских форм (рис. 4, *a*; длина P<sub>1</sub>-элемента: 0.35–0.7 мм, ширина P<sub>1</sub>-элемента с учетом лопасти: 0.7–0.75 мм) платформа почти круглая, симметричная, с хорошо выраженной лопастью. Вентральные края платформы примыкают к осевому гребню почти на одинаковом уровне. Свободный лист составляет 1/5–1/6 длины платформы. Оральная поверхность платформы покрыта мелкими бугорками.

У взрослых форм (рис. 4, *б*; длина P<sub>1</sub>-элемента: 0.8–1.1 мм, ширина P<sub>1</sub>-элемента с учетом лопасти: 0.8–0.85 мм) платформа широкая округло-треугольная, с длинной и широкой лопастью. Вентральные края платформы примыкают к осевому гребню на разных уровнях. Свободный лист составляет 1/7 длины платформы. Орнаментация оральной поверхности платформы представлена хорошо обособленными, крупными бугорками.

У старческих форм (рис. 4, *в*; длина P<sub>1</sub>-элемента: 1.2 мм и более, ширина P<sub>1</sub>-элемента с учетом лопасти: 0.86 мм и более) платформа неправильно-округлая с сильно расширенной и удлиненной лопастью. Наблюдается округление дорсально-каудальной части платформы, укрупнение зубцов передней карины и главного зубца. У некоторых экземпляров отмечается углубление вентрального и дорсального синусов. У старческих форм свободный лист может отсутствовать.

Palmatolepis abramovae sp. nov.									
Стадии, длина (Д) и ширина (Ш) Р <sub>1</sub> -элемента, мм									
Юношеская	Взрослая	Старческая							
Д 0.35-0.7 Ш 0.7-0.75	Д 0.8—1.1 Ш 0.8—0.85	Д 1.2 < Ш 0.86 <							
		MKM							

Рис. 4. Схема изменений в онтогенезе размеров, формы и орнаментации Р<sub>1</sub>-элемента вида Palmatolepis abramovae sp. nov. (западный склон Южного Урала, правый берег р. Ряузяк, в 5 км выше д. Саргаево, разрез Ряузяк; фаменский ярус, ма-каровский горизонт, зона Upper triangularis, обр. T12-123). Для всех фигур вид с оральной стороны:  $a - 3\kappa$ з. № 165/12-17;  $\delta - 3\kappa$ з. № 165/10-10;  $a - 3\kappa$ з. № 165/15-14.

Сравнение. Ра. abramovae sp. nov. из-за округлого очертания платформы, четко выраженной длинной широкой лопасти и бугорчатой орнаментации оральной поверхности имеет сходство с позднефранским видом Pa. semichatovae Ovnatanova, 1976. Отличается от него направлением дорсального конца платформы: у декстральных элементов в синистральную, у синистральных элементов – в декстральную стороны (у Pa. semichatovae дорсальные концы платформы у декстральных элементов направлены в декстральную, у синистральных – в синистральную стороны), а также отсутствием парапета. Округло-широкая платформа с хорошо развитой длинной и широкой лопастью делает новый вид похожим на раннефаменский вид Pa. barskovi Tagarieva et Artyushkova, 2020. Различие выражается в орнаментации оральной поверхности Р<sub>1</sub>-элементов сравниваемых видов: у Pa. barskovi она тонкошагреневая, у Pa. abramovae sp. nov. покрыта многочисленными беспорядочно расположенными бугорками. Также у нового вида вентральная карина протягивается до главного зубца Р<sub>1</sub>-элемента, тогда как у Ра. barskovi она не достигает главного зубца.

Замечания. В раннефаменское время (фаза Late triangularis) возникновение Pa. abramovae sp. nov., возможно, произошло от Ра. quadrantinodosalobata praeterita, который в свою очередь является потомком Pa. triangularis (рис. 5). От предполагаемого предка Pa. quadrantinodosalobata praeterita новый вид унаследовал слабодугообразный изгиб осевого гребня, уплотненную вентрально-ростральную часть платформы и бугорчатую орнаментацию оральной поверхности. Эволюционные изменения у Pa. abramovae sp. nov. выразились в уменьшении дорсальной части Р,-элемента, расширении и округлении платформы, расширении и удлинении лопасти и сокращении зубцов дорсальной карины. В изученных разрезах западного склона Южного Урала новый вид не встречен выше зоны Upper triangularis. Не прослеживаются и переходные формы. Возможно, к началу фазы Early crepida раннефаменского времени филогенетическая линия Pa. abramovae sp. nov. обрывается.

Распространение. Россия, западный склон Южного Урала; верхний девон, фаменский ярус, зона Upper triangularis, макаровский горизонт.



Рис. 5. Возможные филогенетические связи вида Palmatolepis abramovae sp. nov.

Материал. 215 экз. хорошей сохранности из четырех местонахождений: правый берег р. Большая Барма (правый приток р. Аскын) в 1.3 км выше ее устья, разрез Большая Барма (23 экз.); правый берег р. Зилим в устье руч. Большая Киндерля, в 6 км выше д. Ташасты, разрез Аккыр (18 экз.); правый берег р. Ряузяк, в 5 км выше д. Саргаево, разрез Ряузяк (157 экз.); правый берег р. Сикася против устья руч. Кук-Караук, в 5 км восточнее с. Макарово, разрез Кук-Караук (17 экз.).

#### \* \* \*

Автор выражает глубокую благодарность О.В. Артюшковой, Ю.А. Гатовскому и Я.М. Гутак за рекомендации, конструктивную критику и ценные замечания.

Работа выполнена в рамках госзадания № НИОКТР FMRS – 2022–0010 "Основные события фанерозоя: палеонтология, стратиграфия, корреляция".

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А.Н. Франский ярус западного склона Южного Урала. Препринт. Уфа: ИГ УфНЦ РАН, 1999. 55 с. Барсков И.С., Халымбаджа В.Г., Косенко З.А. и др. Терминология и план описания платформенных конодонтов // Палеонтол. журн. 1975. № 3. С. 121–126.

Барышев В.Н., Абрамова А.Н. Зональное расчленение верхнедевонских отложений западного склона

Южного Урала по конодонтам // Ежегодник-1995. Информационные материалы. Уфа: УНЦ РАН, 1996. С. 26–30.

Кононова Л.И. Комплексы конодонтов из верхнедевонских и нижнекаменноугольных отложений разреза р. Сиказы (Южный Урал) // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1969. Т. 44. Вып. 1. С. 121–138. Кононова Л.И., Липина О.А. Соотношение зональных схем верхнего фамена и нижнего турне по форамини-

ферам и конодонтам на западном склоне Южного Урала // Вопр. микропалеонтол. 1971. Вып. 14. С. 39–69.

*Марковский Б.П.* Очерк стратиграфии девонских отложений западного склона Среднего и Южного Урала // Матер. ВСЕГЕИ. Общая серия. 1948. Сборник 8. С. 22–28.

*Марковский Б.П.* Макаровская свита (слои) // Стратиграфический словарь СССР. Кембрий, ордовик, силур, девон / Ред. Занина И.Е., Лихарев Б.К. Л.: Недра, 1975. С. 287–288.

Путеводитель геологической экскурсии по разрезам палеозоя и верхнего докембрия западного склона Южного Урала и Приуралья / Ред. Пучков В.Н. Уфа, 1995. 177 с.

Состояние изученности стратиграфии докембрия и фанерозоя Росии. Задачи дальнейших исследований. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 38. СПб.: Изд—во ВСЕГЕИ, 2008. 131 с.

Субрегиональные стратиграфические схемы девона западного склона Урала (докембрий, палеозой) //

Стратиграфические схемы Урала (докембрий, палеозой) / Ред. Анцыгин Н.Я., Попов Б.А., Чувашов Б.И. Екатеринбург, 1993.

*Тагариева Р.Ч., Артюшкова О.В.* Конодонтовая зональность нижнефаменских отложений карбонатных разрезов западного склона Южного Урала // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2020. Т. 95. Вып. 2. С. 16–32.

Тагариева Р.Ч., Мизенс А.Г. Разрезы западного склона Южного Урала, перспективные для выбора точки регионального стратотипа нижней границы фаменского яруса // Литосфера. 2015. № 3. С. 33–56.

*Abramova A.N., Artyushkova O.V.* The Frasnian-Famennian boundary in the Southern Urals // Geol. Quarterly. 2004. V. 48. № 3. P. 137–154.

Artyushkova O.V., Maslov V.A., Pazukhin V.N. et al. Devonian and Lower Carboniferous type sections of the western South Urals // Pre-Conference Field Excursion Guidebook. International Conference "Biostratigraphy, Paleogeography and Events in Devonian and Lower Carboniferous", Ufa, Sterlitamak, Russia, July 20–25. Ufa, 2011. 92 p.

*Purnell M.A., Donoghue P.C.J., Aldridge R.J.* Orientation and anatomical notation in conodonts // J. Paleontol. 2000. V. 74. № 1. P. 113–122.

*Tagarieva R.Ch.* Conodont biodiversity of the Frasnian-Famennian boundary interval (Upper Devonian) in the Southern Urals // Bull. Geosci. 2013. V. 88.  $\mathbb{N}_2$ . P. 297–314.

*Tagarieva R.Ch.* Biostratigraphy and lithology of the Makarovo Horizon deposits (Famennian Stage) in the stratotype section (western slope of the Southern Urals) // Proc. Kazan Golovkinsky Young Scientists' Stratigraphic Meeting, 2020. Sedimentary Earth Systems: Stratigraphy, Geochronology, Petroleum Resources. Kazan, 2020. P. 280–287

*Ziegler W., Sandberg C.* The Late Devonian standard conodont zonation // Cour. Forsch-Inst. Senckenb. 1990. V. 121. P. 1–115.

### Объяснение к таблице VII

Для всех фигур вид с оральной стороны (кроме 16 и 1в).

Фиг. 1–14. Palmatolepis abramovae sp. поv.; западный склон Южного Урала, Республика Башкортостан, верхний девон, фаменский ярус, нижний подъярус, макаровский горизонт, зона Upper triangularis: 1 – голотип ИГ УФИЦ РАН, № 165/10-10: 1а – орально, 16 – с каудальной стороны, 1в – аборально; разрез Ряузяк, обр. T12-123; 2 – экз. ИГ УФИЦ РАН, № 165/10-12; разрез Ряузяк, обр. T12-123; 3 – экз. ИГ УФИЦ РАН, № 165/10-11; разрез Ряузяк, обр. T12-123; 4 – экз. ИГ УФИЦ РАН, № 165/28-18; разрез Кук-Караук, обр. T12-20; 5 – экз. ИГ УФИЦ РАН, № 165/28-15 (переходный от Palmatolepis quadrantinodosalobata praeterita Schülke, 1995); разрез Ряузяк, обр. T12-123; 6 – экз. ИГ УФИЦ РАН, № 165/28-26; разрез Аккыр, обр. T12-248; 7 – экз. ИГ УФИЦ РАН, № 165/5-4; разрез Кук-Караук, обр. T12-20; 8 – экз. ИГ УФИЦ РАН, № 165/28-16; разрез Ряузяк, обр. T12-126; 9 – экз. ИГ УФИЦ РАН, № 165/28-1; разрез Ряузяк, обр. T12-126; 10 – экз. ИГ УФИЦ РАН, № 165/10-17; разрез Кук-Караук, обр. T12-20; 11 – экз. ИГ УФИЦ РАН, № 165/6-70 (= Palmatolepis sp., из: Тагариева, Артюшкова, 2020, рис. 3, фиг. 12); разрез Большая Барма, обр. Б-15; 12 – экз. ИГ УФИЦ РАН, № 165/28-6; разрез Ряузяк, обр. T12-124; 13 – экз. ИГ УФИЦ РАН, № 165/28-14; разрез Ряузяк, обр. T12-123; 14 – экз. ИГ УФИЦ РАН, № 165/28-25; разрез Кук-Караук, обр. T12-20.

# *Palmatolepis abramovae* sp. nov. – a New Conodont Species from the Makarovo Horizon (Lower Famennian, Upper Devonian), the Western Slope of the South Urals

# R. Ch. Tagarieva

Russian Academy of Sciences, Ufa Research Centre, Institute of Geology, Ufa, 450077 Russia

New conodont species of *Palmatolepis* genus – *Pa. abramovae* sp. nov. is described from the Makarovo Horizon deposits from 4 sections: Bolshaya Barma, Akkyr, Ryauzyak and Kuk-Karauk. The ontogenetic series and phylogenetic relationships for species are here. *Pa. abramovae* sp. nov. is characteristics species for the Upper triangularis Zone.

*Keywords*: conodonts, *Palmatolepis*, new species, Upper Devonian, Famennian Stage, Makarovo Horizon, western slope the South Urals



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024 (ст. Тагариевой)

УДК 567.953:551.736.3(470.57)

# ДРЕВНЕЙШИЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЬ DVINOSAURUS (TEMNOSPONDYLI, DVINOSAURIA) ИЗ СУНДЫРСКОГО ФАУНИСТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА ПЕРМСКИХ ТЕТРАПОД ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2024 г. А. В. Ульяхин<sup>а, \*</sup>, В. К. Голубев<sup>а, \*\*</sup>

<sup>а</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

\*e-mail: ulyakhin@paleo.ru

\*\*e-mail: vg@paleo.ru

Поступила в редакцию 15.06.2023 г. После доработки 15.11.2023 г. Принята к публикации 15.11.2023 г.

Из реперного местонахождения сундырского фаунистического комплекса тетрапод Восточной Европы Сундырь-1 (верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус, тетраподная зона Suchonica vladimiri) на основе многочисленного костного материала описан древнейший вид рода Dvinosaurus Amalitzky, 1921 – D. gubini sp. nov. От других представителей рода новый вид отличают меньший размер; наиболее узкий череп; короткая и широкая скуловая кость; тело парасфеноида с более широким основанием мечевидного отростка, слившееся с хорошо окостеневшим базисфеноидом; сильно изогнутая зубная кость с отходящим с лабиальной стороны симфиза вниз хорошо выраженным симфизным гребнем и, в нескольких случаях, с одинарным симфизным клыком; большой угол (135°–152°) между ключичной пластиной и дорсальным отростком ключицы; узкие площадки налегания на ключицы на вентральной поверхности межключицы; узкий медиальный надмыщелок плечевой кости. Мелкий размер, суженность черепа, наличие одинарного симфизного клыка и строение гипоцентров сближают новую форму с базальными Dvinosauria, в частности, с предковыми Trimerorhachidae.

Ключевые слова: верхняя пермь, северодвинский ярус, Dvinosaurus, Dvinosauria, Temnospondyli, сундырский фаунистический комплекс, Марий Эл, Восточная Европа

DOI: 10.31857/S0031031X24020094, EDN: FGVNFJ

### ВВЕДЕНИЕ

Амфибии рода Dvinosaurus — среднеразмерные (длина черепа до 27 см) неотенические постоянноводные темноспондилы, для которых было характерно жаберное дыхание на протяжении всей жизни (Bystrow, 1938; Шишкин, 1973; Schoch, Witzmann, 2011). Двинозавры были широко распространены в водных сообществах тетрапод поздней перми Восточной Европы, являясь единственными представителями темноспондилов в териодонтовом суперкомплексе (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000; Ивахненко, 2001; Сенников, Голубев, 2017).

В современном понимании двинозавры являются поздними тримерорахидами с сохранением довольно примитивной морфологии, выраженной в контакте vomer-palatinum и наличии слезной кости, ограниченной орбитой и ноздрей (Шишкин, 2011). В настоящее время семейство Dvinosauridae с единственным в его составе родом Dvinosaurus чаще всего относят к Dvinosauria, которым синонимичны Trimerorhachomorpha (Шишкин, 2011). Dvinosauria известны из верхнепалеозойских отложений Европейской России, США, Бразилии, Гренландии, Германии, Франции и ЮАР. Эта группа, помимо Dvinosauridae, включает в себя Trimerorhachidae, Eobrachyopidae (= Saurerpetontidae) и Tupilakosauridae (Yates, Warren, 2000; Milner, Sequeira, 2004; Englehorn et al., 2008). Возможный базальный представитель Dvinosauria происходит из визейских отложений нижнего карбона Германии (Werneburg et al., 2019). Наиболее же достоверным древнейшим представителем группы является эобрахиопид Erpetosaurus из среднего карбона США (Milner, Sequeira, 2011). Позднейшие Dvinosauria – Batrachosuchoides – известны

из нижнетриасовых отложений Европейской России (Shishkin et al., 2023).

Первые ископаемые остатки Dvinosaurus обнаружил В.П. Амалицкий в ходе масштабных палеонтологических раскопок местонахождения Соколки на р. Малая Северная Двина в Вологодской губернии в 1899–1914 гг. (Амалицкий, 1901; Нелихов, 2020). На основе соколковского материала Амалицкий (1921) выделил три вида: Dvinosaurus primus, D. secundus и D. tertius. В 1924 г. П.П. Сушкин переописал материал из Северодвинской коллекции Амалицкого, дав наиболее полную на тот момент морфологическую характеристику Dvinosaurus (Sushkin, 1936). Сушкин считал валидными виды D. primus и D. secundus. а D. tertius рассматривал в качестве младшего синонима D. secundus. Статья Сушкина была опубликована только в 1936 г., через 12 лет после написания, однако рукопись статьи была известна И.А. Ефремову, который, опираясь на нее, делает заключение о происхождении и родственных связях Dvinosaurus с другими группами темноспондилов (Ефремов, 1932). По мнению Ефремова, в Соколках присутствует только один вид двинозавров, для которого признается валидным название D. primus, а названия D. secundus и D. tertius рассматриваются в качестве его младших синонимов. Аналогичного мнения будут придерживаться все последующие исследователи. В 1938 г. А.П. Быстров детально описывает морфологию черепа и посткраниального скелета Dvinosaurus, а также касается вопросов гистологии, сопровождая свою работу многочисленными графическими изображениями и реконструкциями не только скелета, но и мягких тканей, в частности, анатомии жаберного аппарата (Bystrow, 1938). В 1968 г. М.А. Шишкин выделяет два новых вида двинозавров: D. egregius и D. purlensis (Каландадзе и др., 1968). В 1973 г. выходит монография Шишкина "Морфология древних земноводных ...", в которой обобщаются все данные, накопленные за многие годы изучения Dvinosaurus, рассматривается морфология черепа и нижней челюсти и, в т.ч., нервной и артериальной систем (Шишкин, 1973). В работе также делаются выводы об особенностях онтогенетического развития и краниального морфогенеза. Не остаются без внимания вопросы филогении, морфологии и систематики брахиопоидов. В последующие годы, за исключением описания нового вида D. campbelli из местонахождения Гороховец во Владимирской обл. (Губин, 2004), не опубликовано ни одной крупной научной работы, посвященной двинозаврам Восточной Европы.

Остатки Dvinosaurus на сегодня достоверно обнаружены в 48 местонахожлениях позлнесеверодвинского и вятского возраста (рис. 1). Типовой вид D. primus известен из верхнепутятинского подгоризонта северодвинского яруса и быковского и нефедовского горизонтов вятского яруса Архангельской, Вологодской, Кировской, Оренбургской областей, Республик Чувашия и Татарстан (Шишкин, 1973; Ивахненко и др., 1997). D. campbelli из местонахождения Гороховец характеризует верхнюю часть нефедовского горизонта (магнитозона n<sub>2</sub>RnP) (Сенников и др., 2003; Губин, 2004; Миних и др., 2015; Фетисова и др., 2022). Наиболее поздние представители Dvinosaurus известны из терминальной перми (жуковский горизонт, верхневятский подъярус): D. egregius из местонахождений Вязники-1, Вязники-2, Быковка, Соковка и Металлист окрестностей г. Вязники Владимирской обл. (Шишкин, 1973; Ивахненко и др., 1997; Вьюшков, 2018; Шишкин и др., 2018) и D. purlensis из местонахождения Пурлы-2 Нижегородской обл. (Каландадзе и др., 1968; Ивахненко и др., 1997; Губин, 2004; Ульяхин, 2018а).

Dvinosaurus является характерным элементом позднепермского териодонтового суперкомплекса тетрапод Восточной Европы (Сенников, Голубев, 2017). В более древних комплексах среднепермской диноцефаловой фауны - голюшерминском, очерском и ишеевском – двинозавры неизвестны. В этих комплексах темноспондилы представлены разнообразными диссорофоидами и архегозавроидами (Ивахненко и др., 1997). Присутствие двинозавров было одной из особенностей териодонтового суперкомплекса, отличавшей его от диноцефалового суперкомплекса (Голубев, 2000). Ситуация изменилась в 2010 г. с открытием сундырского комплекса пермских тетрапод Восточной Европы (Буланов, Голубев, 2011; Голубев и др., 2011а, 2011б, 2015; Голубев, Буланов, 2018). Данный комплекс характеризует завершающую, кризисную стадию развития диноцефаловой фауны Восточной Европы и является переходным между диноцефаловыми и териодонтовыми суперкомплексами. Реперное местонахождение комплекса Сундырь-1 располагается в нижнепутятинском подгоризонте верхнесеверодвинского подъяруса (Голубев и др., 2015; Голубев, Буланов, 2018). В данном местонахождении вместе с остатками разнообразных рептилиоморфных амфибий и зверообразных рептилий были также обнаружены краниальные и посткраниальные кости мелкоразмерных двинозавров (Голубев, Буланов, 2018). Таким образом, сундырские

# УЛЬЯХИН, ГОЛУБЕВ

MC	МСШ		осш		РСШ									
Отдел	Apyc	Отдел	Apyc	Подърус	Горизонт	Подгоризонт	Магнитостра-	тиграфическая шкала	Комплексная зона по остракодам	Слои с остракодами	Комплексная зона по тетраподам		Комплекс тетрапод	
Н. триас	Индский	Н. триас	Индский	Нижний	Вохмин.	Нижний		$N_3P-T$	D. mera- G. varabilis		Tupilakosaurus wetlugensis		Спасский	D. gubini D. primus D. campbelli D. purlensis D. purlensis
Лопинский	ский		Вятский	Верхний	Жк.				oides- ca	Sr	Arcl	nosaurus rossicus	Вязниковский	
	нил				Нефёд.	4		RnP	W. fragilo S. typi	Sc	urus skii	Chroniosuchus paradoxus		
	Чағ									<u> </u>			Соколовский Ильинский	
	Вучапинский			1жний	Быковский	совский			ragilina– ella cyrta	51	Proelginia Scutosa permiana karpin			
		скиј						$^{2}P$				Jarilinus mirabilis		
		пермский (Татар		Η			Z	W. f Dvin		ginia iana		Chroniosaurus levis		
				ий	ний нский	ний		P	nata– ichovi			Chroniosaurus		
						Bepx					dongusensis		17 9	
Гваделупский	ский	Верхне	Берхне Северодвинский	epxi	Путятин			R	inori elmá	De	Deltavjatia vjatkensis		Котельничский	
				B		Нижний			S. J.			Suchonica vladimiri	Сундырский	
	Кепьен			Нижний	Сухонский			$N_1P$	S. inornata– P. nasalis		1	Ulemosaurus svijagensis	Ишеевский	

Рис. 1. Стратиграфическое распространение представителей рода Dvinosaurus в верхнепермских отложениях Восточной Европы. Сокращения: Вохмин. – Вохминский, Жк. – Жуковский, МСШ – Международная стратиграфическая шкала, Н. триас – Нижнетриасовый, Нефед. – Нефедовский, ОСШ – Общая стратиграфическая шкала России, РСШ – Региональная стратиграфическая шкала, D. mera–G. variabilis – Darwinula mera–Gerdalia variabilis; S. inornata–P. nasalis – Suchonellina inornata– Prasuchonella nasalis; S. inornata–P. stelmachovi – Suchonellina inornata–Prasuchonella stelmachovi; St – Suchonella typica; Sc – Suchonella clivosa; Sr – Suchonella rykovi; W. fragilina–Dvinella cyrta – Wjatkellina fragilina–Dvinella cyrta; W. fragiloides– S. typica – Wjatkellina fragiloides–Suchonella typica.

находки являются остатками древнейшего представителя рода Dvinosaurus. Благодаря раскопкам 2009—2018 гг. из местонахождения Сундырь-1 собрана значительная коллекция ископаемых остатков двинозавров, которая позволяет провести детальное сравнение сундырской формы с известными видами двинозавров и выделить комплекс признаков, позволяющий рассматривать ее в качестве нового вида. При этом размерная выборка остатков сундырского двинозавра, принадлежащих особям с реконструированной длиной черепа от 25 до 130 мм, является одной из самых представительных по сравнению с другими видами, что дает возможность впервые получить сведения о ранних стадиях онтогенеза этих темноспондильных амфибий.

### МАТЕРИАЛ

Весь материал по новому двинозавру происходит из местонахождения Сундырь-1. Местонахождение расположено на правом берегу р. Волга (южный берег Чебоксарского водохранилища) непосредственно ниже устья р. Сундырь, в Горномарийском р-не Республики Марий Эл (рис. 2, *a*) (Голубев и др., 2015). В настоящее время здесь обнажается 35-метровая толща верхнепермских (татарских) образований (рис. 2, б, в). Разрез сложен пестроцветными глинами с прослоями мергелей, известняков, песков и песчаников. Песчаные отложения формируют четыре пачки. Местонахождение Сундырь-1 приурочено к кровле нижней песчаной пачки (слой 2) и к нижней части перекрывающей ее глинистой пачки (слои 3-5 и нижняя часть слоя 6) (рис. 2, б, г). Кроме остатков тетрапод, здесь обнаружены остатки рыб, двустворчатых моллюсков, гастропод. остракод. конхострак. растений. а также копролиты. По биостратиграфическим данным, местонахождение располагается в нижней части верхнесеверодвинского подъяруса, в нижнепутятинском подгоризонте (Голубев, Буланов, 2018).

Остатки двинозавров происходят из слоев 2, 4 и 5 (рис. 2,  $\delta$ ,  $\epsilon$ ). В слое 2, представленном коричневым, желтовато-коричневым и серым, косослоистым, мелкозернистым, полимиктовым песчаником и конгломератом линзовидного залегания с глинистой галькой, отмечается максимальная концентрация остатков тетрапод, в т.ч. двинозавров. Песчаники и конгломераты рассматриваемого слоя являются русловыми, сформированными в мелководной зоне с выраженным непостоянством интенсивности течения. Гораздо меньшее количество остатков двинозавров происходит из слоев 4 и 5, имеющих, вероятно, старичный генезис. Слой 4 сложен серой глиной, местами с пятнами (размером в первые см, до 30 см) серо-красноватого и серо-розового цвета, массивной, с очень слабым битуминозным запахом, с обугленным растительным детритом, с единичной глинистой галькой красно-кирпичного цвета. Слой 5 представлен глиной серо-коричневой с горизонтальными серыми песчаными линзовидными прослоями, с единичной глинистой галькой серо-бежевого цвета.

Изученная коллекция остатков двинозавров хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН, Москва), № 5388. Коллекция представлена исключительно изолированными костями в количестве 222 экз. разной степени сохранности: от слабоокатанных до неокатанных, как целых, так и фрагментарных костей. 101 экз. - кости черепа, среди которых присутствуют покровные элементы (praemaxillare, maxillare, nasale, lacrimale, frontale, postfrontale, postorbitale, jugale, parietale, supratemporale, squamosum, quadratojugale), кости основания черепа (parasphenoideum c basisphenoideum, exoccipitale) и небного комплекса (vomer, transversum); 43 экз. – зубные кости (dentale) нижней челюсти; 78 экз. - кости посткрания (intercentrum, pleurocentrum, clavicula, interclavicula, humerus, ilium). Изученные элементы скелета относятся к широкому размерному диапазону и принадлежат особям с реконструируемой длиной черепа от 25 до 130 мм.

### МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для оценки и сопоставления по размеру изолированных краниальных и посткраниальных костей, относимых к новому виду Dvinosaurus, для каждой кости реконструировалась сагиттальная длина черепа (от переднего конца praemaxillare до затылочного края postparietale) особи, которой принадлежала данная кость. Расчет сагиттальной длины черепа осуществлялся на основе размерных параметров костей единственного и относительно полного скелета D. primus из местонахождения Соколки (экз. ПИН, № 2005/41). Полученные результаты являются приблизительными, т.к. при расчетах мы не учитывали межвидовые различия в пропорциях скелета и онтогенетическую аллометрию ввиду отсутствия необходимых для этого данных.

В работе учитывались следующие морфологические параметры (рис. 3): угол отогнутости скулового отдела черепа (угол между покровной плоскостью squamosum и плоскостью ее шовной области, Ys), угол тыльного наклона дорсального отростка ключицы (угол между ключичной пластиной и ее дорсальным отростком, Yt), угол схождения боковых сторон медиального надмыщелка humerus (Ydh), энтэпикондилярный угол (угол между плоскостью медиального надмыщелка и эктэпикондилярным гребнем humerus, Yen), угол скрученности плечевой кости (угол между средними линиями проксимального и дистального концов humerus, Yhr), угол наклона верхнего отростка ilium (Yil), угол между боковыми сторонами расширенного основания ilium (Yli).

Также использовались следующие морфометрические индексы: отношения длины черепа



**Рис. 2.** Местонахождение пермских тетрапод Сундырь-1, Республика Марий Эл: *а* – географическое положение; *б* – сводный геологический разрез с указанием стратиграфических уровней обнаружения остатков двинозавров; *в* – общий вид местонахождения; *г* – нижняя часть разреза с костеносными слоями 2, 3 и 4. Обозначения: 1 – песчаник с гравием и галькой; 2 – песчаник; 3 – алевролит глинистый; 4 – глина; 5 – известняк; 6 – осыпь; 7–9 – преобладающая окраска пород: 7 – красноцветная, 8 – пестроцветная, 9 – сероцветная; 10–18 – ископаемые остатки: 10 – тетрапод, 11 – рыб, 12 – надземных частей высших растений, 13 – корней растений, 14 – двустворчатых моллюсков, 15 – гастропод, 16 – остракод, 17 – конхострак, 18 – копролиты. Сокращения: Б – Быковский, В – Вятский, Н – Нижний, WD – Wjatkellina fragilina – Dvinella cyrta.



**Рис.** 3. Измеряемые морфометрические параметры костей скелета Dvinosaurus gubini sp. nov.: a – squamosum,  $\delta$  – dentale, s – humerus, z – clavicula,  $\partial$  – ilium. Обозначения: см. в тексте.

от переднего конца praemaxillare до затылочного края postparietale к максимальной ширине черепа (Кс), отношение длины орбиты по оси черепа к длине черепа (Ко1), отношение расстояния между задним краем орбит и передним концом черепа к длине черепа по сагиттальной линии (Ko2), отношение ширины parietale к его длине (Кр), отношение ширины supratemporale к его длине (Ks), отношение ширины frontale к его длине (Kf), отношение ширины vomer к его длине (Kv), изгиб dentale (Ki), равный отношению максимальной высоты от хорды до линии изгиба лабиального края челюстной ветви к длине самой хорды, исходящей из точки на внешнем крае симфиза (рис. 3,  $\delta$ ), отношение длины гипоцентра к его ширине (Khc), отношение длины плевроцентра к его высоте (Крс1), отношение максимальной толщины плевроцентра у его основания к его высоте (Крс2), отношение длины humerus к ширине его диафиза (Kh1), отношение высоты эктэпикондилярного гребня к длине humerus (Kh2).

Фотосъемка материала осуществлялась с помощью цифровых фотокамер Nicon D800 и CanonEOS 77D. Обработка всех полученных

изображений происходила с применением программного обеспечения CorelDRAW.

Терминология и измеряемые параметры с их графическим обозначением заимствованы из работ М.А. Шишкина (1973, 1987), В.Б. Никитина (1995), Ю.М. Губина (2004) и А.В. Ульяхина (2019, 2021, 2023).

# СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### ОТРЯД TEMNOSPONDYLI

# ПОДОТРЯД DVINOSAURIA

# НАДСЕМЕЙСТВО DVINOSAUROIDEA AMALITZKY, 1921

### СЕМЕЙСТВО DVINOSAURIDAE AMALITZKY, 1921

### Род Dvinosaurus Amalitzky, 1921

Dvinosaurus gubini Uliakhin et Golubev, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1–12; табл. IX, фиг. 1–8

Melosauridae gen. indet.: Kurkin, 2010, c. 56.

Dvinosaurus (?) sp.: Голубев и др., 2011a, с. 31.

Dvinosaurus sp.: Буланов, Голубев, 2011, с. 50, табл. I, фиг. 10–12; Голубев и др., 20116, с. 299; Голубев, Сенников, 2011, с. 15; Голубев и др., 2015, с. 50.

Dvinosaurus cf. primus: Голубев, Буланов, 2018, с. 56, табл. VI, фиг. 12–15.

Dvinosaurus aff. primus: Сучкова, Голубев, 2019, с. 88.

Название вида – в честь специалиста по пермским темноспондильным амфибиям Юрия Михайловича Губина (1950–2018).

Голотип — ПИН, № 5388/445, правое dentale; Россия, Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус, нижнепутятинский подгоризонт, зона Suchonica vladimiri.

Описание (рис. 4–7). Реконструируемая длина черепа по наиболее крупным остаткам parasphenoideum (экз. ПИН, № 5388/450) не превышала 130 мм. Реконструкция формы черепа (рис. 4, 5) по набору покровных элементов с учетом пропорций, в частности, parietale (Кр – 0.38–0.52), frontale (Кf – 0.36–0.51), а также из-



Рис. 4. Dvinosaurus gubini sp. nov., череп с дорсальной стороны, реконструкция по экз. ПИН, №№ 5388/4, 21, 47, 203, 324, 389, 394, 402, 406, 451–453, 457, 470, 471, 481. Обозначения: Ex – exoccipitale, F – frontale, J – jugale, L – lacrimale, Mx – maxillare, N – nasale, P – parietale, Pf – postfrontale, Pmx – praemaxillare, Qj – quadratojugale, Sq – squamosum, St – supratemporale. Длина масштабной линейки 10 мм.

гибу dentale (Ki – 0.118–0.18) позволяет установить индекс расширения черепа (Кс), равный 0.95–0.98. Угол отогнутости скулового отдела по отношению к дорсальной части черепной крыши составляет 135°. Угол рассчитан по squamosum (экз. ПИН, № 5388/203), благодаря сохранившемуся шовному выступу.

Орбиты достаточно крупные (Ko1 – 0.32), их задний край находится на середине общей длины (Ko2 – 0.55). Пинеальное отверстие миниатюрное, на дорсальной поверхности без валика, расположено в передней половине parietale ближе к середине шва между правой и левой костями; его стенки высокие; боковые вертикальны, передняя и задняя более пологие.

Радиальная покровная скульптура, характерная для базальных четвероногих (Witzmann et al., 2010), и система каналов боковой линии сопоставимы с остальными двинозаврами (Bystrow, 1938; Губин, 2004). Гребни могут быть осложнены ячеями в центре окостенения, а также бугорками — как в центре окостенения, так и в краевых частях кости (табл. VIII, фиг. 2, 4).



Рис. 5. Dvinosaurus gubini sp. nov., череп с вентральной стороны, реконструкция по экз. ПИН, №№ 5388/450, 456, 490. Обозначения: Ps — parasphenoideum, Tr — transversum, V vomer. Длина масштабной линейки 10 мм.



Рис. 6. Dvinosaurus gubini sp. nov., parasphenoideum с basisphenoideum с дорсальной стороны, реконструкция по экз. ПИН, №№ 5388/388, 391, 450. Обозначения: Bs – basisphenoideum, cs – crista sellaris, fap – foramen arteria palatina, fcc – foramen arteria carotis cerebralis, fci – foramen arteria carotis interna, fex – facies exoccipitalis, fnp – foramen nervus palatinus VII, pc – processus cultriformis, sap – sulcus arteria palatina. Длина масштабной линейки 10 мм.



Рис. 7. Dvinosaurus gubini sp. nov., голотип ПИН, № 5388/445, правое dentale: *a* – сверху, *б* – с лингвальной стороны, *в* – реконструкция правой ветви нижней челюсти по голотипу № 5388/445, вид сверху. Обозначения: cs – crista symphisis. Длина масштабной линейки 10 мм.

Frontale без выраженного орбитотемпорального гребня (табл. VIII, фиг. 6). На вентральной стороне несет небольшого размера foramen supraorbitale для ramus ophtalmicus superficialis VII.

Рагіеtale (табл. VIII, фиг. 2) значительно вытянуто вдоль продольной оси. На вентральной стороне отмечаются два входных отверстия питающих сосудов (экз. ПИН, №№ 5388/21, 390): одно на уровне пинеального отверстия в средней части кости, другое — ближе к заднему краю приблизительно на середине, с отходящим в направлении затылка коротким желобком практически вдоль осевой линии черепа (экз. ПИН, № 5388/21) или же под углом, ориентированным наружу (экз. ПИН, № 5388/390). Вдоль латерального края хорошо развит узкий гребень crista infraorbitalis (экз. ПИН, № 5388/390). Parietale довольно широко подстилалось postparietale.

Jugale (табл. VIII, фиг. 5) широкое и короткое, с развитым массивным крыловидным отростком

(processus alaris), с хорошо выраженными отверстиями для нервов и сосудов.

Squamosum (табл. VIII, фиг. 3) имеет довольно широкую площадку для сочленения с tabulare (экз. ПИН, № 5388/203).

На вентральной стороне supratemporale (табл. VIII, фиг. 4) имеются отверстия у затылочного края, расположенные на 1/3 ширины кости (экз. ПИН, №№ 5388/392, 324, 451, 492).

Quadratojugale (экз. ПИН, № 5388/47) (табл. VIII, фиг. 1), а также кости преорбитального отдела, включающие lacrimale (экз. ПИН, № 5388/452) (табл. VIII, фиг. 7), nasale (экз. ПИН, № 5388/452), praemaxillare (экз. ПИН, № 5388/406) (табл. VIII, фиг. 9) и maxillare (экз. ПИН, № 5388/406) (табл. VIII, фиг. 9) и maxillare (экз. ПИН, №№ 5388/294, 400, 410) (табл. VIII, фиг. 8) заметных морфологических отличий от аналогичных черепных элементов других представителей рода Dvinosaurus (Шишкин, 1973) не показывают.

Тело parasphenoideum (рис. 6; табл. IX, фиг. 2, 5) вытянуто вдоль продольной оси (экз. ПИН, № 5388/450). Основание мечевидного отростка (processus cultriformis) широкое (экз. ПИН, № 5388/391), на вентральной поверхности отмечается морщинисто-ячеистая скульптура. Парафенестральный отросток (processus parafenestralis) развит хорошо (экз. ПИН, № 5388/450). Площадка для боковых затылочных костей (facies exoccipitales) четко просматривается, покрыта высокими гребнями (экз. ПИН, № 5388/388). На заднем крае базиптеригоидного отростка небная ветвь VII нерва (ramus palatinus VII), вероятно, проходила через вырезку, а не отверстие. При длине черепа около 100-120 мм basisphenoideum на всех экземплярах (экз. ПИН, №№ 5388/388, 391) хорошо окостеневший. Позади седловидного гребня (crista sellaris) задняя дорсальная поверхность парасфеноида несет две пары отверстий (экз. ПИН, № 5388/391). Одна пара находится непосредственно на одной линии с отверстиями для мозговых ветвей внутренней сонной артерии по краям гипофизарной ямки, а другая – несколько дистальнее первой.

Praefrontale и postorbitale, quadratum, tabulare и postparietale неизвестны.

На exoccipitale (экз. ПИН, № 5388/457) (табл. IX, фиг. 7) вырезка для X нерва не вдается глубоко в кость.

Vomer (экз. ПИН, № 5388/456) (табл. VIII, фиг. 12) широкий (Ку – 0.65). В антеро-медиальной части имеются четыре зуба межклыкового ряда, расположенные дугообразно. Медиальнее хоаны располагалось не менее четырех зубов сходного размера, сгруппированных в прямую линию. Размерность зубов межклыкового ряда плавно увеличивается в каудальном направлении. Дорсальная поверхность vomer плоская и гладкая, несет три входных отверстия, расположенных латерально вдоль контактной границы с basisphenoideum и открывающихся в сторону внешнего края. Площадка для сочленения с basisphenoideum довольно широкая. Парный клык диаметром поперечного сечения основания коронки 3 мм. Судя по остаткам основания, он располагался с наклоном в сторону лабиального края.

Тгапsversum (табл. VIII, фиг. 11) представлен единственным нецелым экземпляром (экз. ПИН, № 5388/490) длиной около 10 мм. Три предклыковых зуба развиты хорошо, образуют прямолинейный ряд, отходящий от переднего клыка в сторону лингвального края под небольшим углом к длинной оси кости. Задний зуб меньше остальных в полтора раза.

Palatinum и pterygoideum, а также кости жаберно-подъязычного аппарата неизвестны.

Dentalia (рис. 7; табл. VIII, фиг. 10) представлены 43 экз. различной сохранности (по большей части – фрагменты). Изгиб зубной кости значительный. Край, латерально ограничивающий зубы, прямой. Зубы заметно дифференцированы (экз. ПИН, №№ 5388/445, 456): диаметры основания коронки, так же как и диаметры зубных ямок, могут различаться в два-три раза. Зубной ряд с числом зубов 46 (голотип) доходит до симфиза, огибая клыковую пару и немного расширяясь у переднего края. Зубной ряд линейный, без выраженных усложнений. Размеры зубов в симфизной области несколько увеличиваются в сторону переднего края. Число зубов от переднего конца симфизной области до первого увеличенного в размере зуба в области прекороноида составляет 13-18 (рис. 8, б), из

**Рис. 8.** Сравнение характера озубления dentale D. gubini sp. nov. с другими двинозаврами: a — общее число зубов на dentale,  $\delta$  — число зубов на dentale от переднего конца симфизной области до первого увеличенного зуба в ряду, a — число увеличенных зубов в ряду на dentale, r — выклинивание зубного ряда у пары симфизных клыков.



них 5–10 – от первого увеличенного зуба до заднего края клыковой пары. Увеличенных зубов в ряду четыре-шесть (рис. 8, *в*). В некоторых случаях зубной ряд практически выклинивается вдоль края клыковой пары – в восьми случаях из 15 (рис. 8, *е*). У внутреннего края симфиза (экз. ПИН, №№ 5388/45, 445) отмечается не более двух мелких зубов, как и у прочих двинозавров. У сундырского двинозавра отмечается непарный симфизный клык (табл. VIII, фиг. 10) на примере двух экземпляров из имеющихся 18 образцов с сохранившимся симфизом, причем, как у наиболее крупного dentale (экз. ПИН, № 5388/456), так и очень мелкого экземпляра (экз. ПИН, № 5388/493).

Лабиальная поверхность dentale покрыта тонкими слабо выраженными продольными гребнями, не доходящими до дорсального края фациальной пластины, вдоль которых располагаются мелкие и направленные назад foramina dentofacialia, а также отходяшие от них желобки для ветвей губных нервов и сосудов. В пределах симфиза скульптура неправильно-морщинистая и высокорельефная, не доходящая до зубного края. Симфиз в поперечном сечении имеет форму треугольника. Передний край симфизной поверхности ровный. От лабиального края симфиза вниз отходит гребень (crista symphisis) (голотип и экз. ПИН, №№ 5388/45, 393, 399, 409, 493). Только в одном случае на вентральной стороне меккелев желоб упирается в пределах симфиза в костную перегородку (экз. ПИН, № 5388/456). На всех остальных экземплярах он сквозной. В пределах желоба под arteria mandibularis присутствуют два входных отверстия ее альвеолярных ветвей (голотип), связанных с внутрикостным продольным альвеолярным каналом. В симфизном отделе с лингвальной стороны в основании вентрально оттянутого гребня в сторону переднего конца отходит короткий канал (экз. ПИН, № 5388/393).

Гипоцентры (табл. IX, фиг. 8) длиной 5–9 мм и шириной 10–18 мм двух типов: массивные гипоцентры (экз. ПИН, № 5388/473) с закругленными вершинками и грацильные гипоцентры (экз. ПИН, №№ 5388/223, 323, 545) с заостренными вершинками и с широким отверстием для хорды. Разница в морфологии рассматриваемых элементов может быть обусловлена топографией в пределах предкрестцового отдела осевого скелета (Ульяхин, 2023). Индекс Кhc – 0.44–0.54. Плевроцентры высотой 8.5–9.0 мм, грацильные, достаточно сильно вытянутые вдоль длинной оси, слабоизогнутые (экз. ПИН, №№ 5388/546, 547). Индекс Крс1 – 0.39, Крс2 – 0.22–0.31. Реберная фасетка выражена достаточно хорошо, достигает половины или трети длины плевроцентра.

Clavicula (табл. IX, фиг. 1) по общему плану строения не отличается от прочих двинозавров. Угол Yt составляет 135°–152°.

Іпterclavicula (табл. IX, фиг. 3) сходен по общей морфологии с таковым других двинозавров. Однако стоит отметить, что на вентральной поверхности площадки налегания на ключицы (facies clavicularis) достаточно узкие и составляют 1/6–1/8 от общей ширины кости (экз. ПИН, №№ 5388/440, 463). Скульптура выражена плохо и представлена радиально расходящимися бороздами, идущими от начала резкого сужения вытянутого переднего конца. На дорсальной поверхности отмечается задняя грудинная перекладина (trabecula sternalis), идущая от центра ромбической части interclavicula до заднего края.

Humeri (табл. IX, фиг. 6) массивные, длиной от 16 до 45 мм. Между дистальными и проксирасширениями просматривается мальными короткая стволовая часть диафиза, в поперечном сечении имеющая форму тупоугольного треугольника. Индекс Kh1 – 4.0–5.5. Ямка на проксимально-вентральной поверхности, связанная с местом прикрепления coracobrachialis brevis, не отмечается. Дистальное расширение представлено массивной лопастью медиального надмышелка (entepicondilus), который достаточно узкий – угол Ydh – 62°–67°. Энтэпикондилярный угол Yen — 110°—140°. Эктэпикондилярный гребень (epicondylus lateralis) высокий, индекс Kh2 – 0.06–0.10. Угол скрученности Yhr – 60°– 65°. Бугорок над дельтопекторальным гребнем (latissimus dorsi process) для прикрепления m. latissimus dorsi на наиболее крупных плечевых костях (экз. ПИН, №№ 5388/466, 467) хорошо выражен.

Наклон верхнего отростка (Yil) ilium (табл. IX, фиг. 4) — 73°—85°. Супрацетабулярный отросток (processus supracetabulare) вертлужной впадины (acetabulum) имеет кольцеобразную форму. Косая линия дорсального отростка (linea obliqua) осложнена бугорком. Расширенный нижний конец ilium образует угол (Yli) 75°—112°.

Размеры. Реконструируемая длина черепа – до 130 мм.

Изменчивость. На примере сундырского двинозавра стало возможным охарактеризовать

покровный орнамент костей черепной крыши, в частности, supratemporale (рис. 9) наиболее мелкоразмерных особей. Так, на кости длиной 5.5 мм (экз. ПИН, № 5388/492) орнамент шагренистый, прямые и лезвиевидные гребни не выражены, как на более крупных костях. Желобки боковой линии просматриваются на очень мелких покровных костях. На frontale длиной 15 мм (экз. ПИН. № 5388/470) (табл. VIII. фиг. 6) отмечается супраорбитальный желобок (sulcus supraorbitalis). На jugale длиной 7 мм (экз. ПИН, № 5388/48) хорошо различим инфраорбитальный желобок (sulcus infraorbitalis). На supratemporale (экз. ПИН, № 5388/492) присутствует инфраорбитальный желобок (рис. 9), приближенный к шовной границе с parietale. По мере увеличения размера на надвисочной кости происходило смещение желобка в сторону ее внешнего края. Исходя из реконструируемого размера черепа, закладка системы каналов боковой линии происходила еще на ранней стадии онтогенеза (Шишкин, 1973) с проявлением на черепах длиной не менее 25 мм.

Јидаle характеризуется одинаковой формой для всей размерной выборки. Отверстия на вентральной стороне supratemporale у затылочного края на более мелкоразмерном экземпляре заметно сближены (экз. ПИН, №№ 5388/324, 451). С увеличением размера кости отверстия становятся дальше друг от друга. Наиболее крупный экземпляр характеризуется индексом Ks – 0.68. Более мелкие кости сильнее вытянуты вдоль продольной оси (рис. 9): Ks – 0.5 (экз. ПИН, № 5388/492; длина 6 мм), 0.68 (экз. ПИН, № 5388/392; длина 17 мм), 0.61 (экз. ПИН, № 5388/451; длина 18 мм), 0.73 (экз. ПИН, № 5388/324; длина 22 мм).

В изменении размера dentalia и изгибе ветвей нижней челюсти (Ki) наблюлается прямая зависимость. С увеличением зубной кости коэффициент Кі возрастает за счет наибольшего загибания челюстной ветви на уровне praecoronoideum. Таким образом, расстояние между задними концами нижнечелюстных ветвей уменьшалось, что приводило к сужению черепа по мере увеличения размера – обычная тенденция в онтогенезе темноспондильных амфибий (Быстров, Ефремов, 1940). Скульптура симфиза наиболее мелких dentalia практически не просматривается, при этом foramina dentofacialia довольно крупные, сопоставимые по размеру с отверстиями более крупных костей. Основание симфизных клыков dentalia у наиболее мелких экземпляров находится на одном уровне с внешним зубным рядом, в отличие от более крупных костей, у которых оно располагается ниже зубного ряда. Для dentale с шириной симфиза 3.2 мм уже характерен непрерывный зубной ряд. Он как морфологический признак начинает стабилизироваться для костей с шириной симфиза 5.2 мм и более (рис. 8, г). Для сундырской формы отмечается отсутствие влияния увеличения размера симфизных клыков с их приближением к лабиальному краю на последующее разделение зубного ряда, что является обычным условием роста зубов у прочих Dvinosaurus. Клыки в своем росте не опережают рост зубов внешнего ряда.

У наиболее крупного humerus (экз. ПИН, № 5388/467) латерально обособляется дельтоидный отросток (processus deltoideus), в то время как у более мелких экземпляров отросток не выражен и соединен с дельтапекторальным гребнем (crista deltopectoralis). Размерная зави-



Рис. 9. Размерный ряд supratemporalia (слева направо: экз. ПИН, №№ 5388/492, 451, 324, 392). Длина масштабной линейки 5 мм.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024

### УЛЬЯХИН, ГОЛУБЕВ

симость изменения ширины медиального надмыщелка от длины плечевой кости не выявлена (Ульяхин, 2019).

Угол тыльного наклона дорсального отростка ключицы Yt по мере увеличения размера кости уменьшается, скульптура на вентральной стороне ключицы становится более выраженной, переходящей от радиально-лучистой к неправильно-морщинистой (экз. ПИН, № 5388/398).

Тrabecula sternalis наиболее мелкой межключицы (экз. ПИН, № 5388/464) в виде лезвиевидного узкого гребня, у более крупной кости (экз. ПИН, № 5388/544) она имеет вид сильно сглаженного массивного гребня. На подвздошной кости бугорок на linea obliqua просматривается только у наиболее крупного экземпляра (экз. ПИН, № 5388/459). Нижний конец ilium по мере увеличения размера имел тенденцию к расширению.

Сравнение. D. gubini sp. nov. уступал в размере другим видам Dvinosaurus. Реконструируемая длина черепа не превышает 130 мм, тогда как у D. primus – до 200 мм, D. purlensis – до 260 мм, D. egregius – до 270 мм и D. campbelli – до 270 мм (рис. 10). Индекс Кс наиболее высокий по сравнению с D. primus (Кс – 0.72– 0.86), D. campbelli (Кс – 0.70–0.76) и D. egregius (Кс – 0.85–0.93). Это указывает на относительную узость черепа, причем не у самых крупных



Рис. 10. Наиболее крупноразмерные черепа представителей рода Dvinosaurus: *a* − D. gubini sp. nov. (реконструкция), *б* − D. primus (экз. ПИН, № 2005/45), *в* − D. campbelli (реконструкция; из: Ульяхин, 2019), *e* − D. egregius (голотип ПИН, № 1100/23). Длина масштабной линейки 20 мм.

Таксон	Kp (parietale)	Kp (frontale)	Ki	Кс	
Dvinosaurus gubini sp. nov.	0.38-0.52	0.36-0.51	0.118-0.18	0.95-0.98	
Dvinosaurus primus	0.48-0.68	0.38-0.59	0.085-0.124	0.72-0.86	
Dvinosaurus campbelli	0.63	_	0.111-0.117	0.76	
Dvinosaurus egregius	0.55-0.59	0.66-0.67	0.109-0.129	0.85-0.93	
Trimerorhachis greggi	0.38-0.48	0.29-0.3	0.12	0.99	
Trimerorhachis insignis	0.35-0.39	0.25-0.29	0.1-0.13	1-1.12	
Lafonius lehmani	0.39-0.4	0.31	~0.14	~0.97	
Procuhy nazariensis	0.28-0.31	0.33-0.39	0.21	~1.06	
Neldasaurus wrightae	0.28	0.18	0.124	1.35	

Таблица 1. Индексы черепа и его покровных элементов Dvinosaurus gubini sp. nov. в сравнении с другими видами рода Dvinosaurus и представителями Trimerorhachidae

особей (голотип) (Ульяхин, 2018б). Геометрические показатели (Кс, Кі, Кр) больше соотносимы с таковыми у Trimerorhachidae<sup>1</sup> (табл. 1).

Угол отогнутости скулового отдела (Ys) сходен с D. primus –  $130^{\circ}$ – $135^{\circ}$ . У D. campbelli этот угол составляет около  $145^{\circ}$ , D. egregius –  $110^{\circ}$ – $115^{\circ}$ . Орбиты у сундырской формы относительно размера черепа сопоставимы с D. primus (Ko1 – 0.26-0.34, среднее значение – 0.29) и D. campbelli (Ko1 – 0.31), и крупнее, чем у D. egregius (Ko1 – 0.27). Их положение мало отличается от D. primus – индекс Ko2 – 0.52-0.59 (среднее значение 0.55). У остальных двинозавров задний край орбит расположен несколько дальше середины: D. egregius (Ko2 – 0.57), D. campbelli (Ko2 – 0.58). Пинеальное отверстие находится в передней половине рагietale, как у D. primus (Шишкин, 1973).

Frontale, как и у D. campbelli (Губин, 2004), без выраженного орбитотемпорального гребня. Foramen supraorbitale сопоставим с таковым у D. primus. У D. campbelli и D. egregius рассматриваемое отверстие достаточно крупное. Parietalia не имеют такого поперечного расширения, как у других двинозавров. Индекс Kf у D. primus – 0.48–0.68, у D. campbelli – 0.63, у D. egregius – 0.55—0.59. Рассматриваемый показатель (среднее значение) у сундырской формы наиболее низкий среди прочих двинозавров. Отмеченные на вентральной стороне теменной кости отверстия у других видов менее проявлены. У сундырской формы, по всей видимости, был контакт parietale с postorbitale, характерный для D. primus. Стоит отметить, что для двинозавров возможна вариация в виде контакта parietale—postfrontale, что чаще всего наблюдается у D. egregius, и реже у D. primus и D. campbelli (Губин, 2004; Шишкин, 2012).

На supratemporale фиксируемая пара отверстий у затылочного края не обнаруживается на соразмерном экземпляре D. campbelli (экз. ПИН, № 4818/1508), а пропорции наиболее крупного экземпляра близки мелкоразмерному D. campbelli (экз. ПИН, № 4818/1508) – индекс Ks – 0.83. Отросток у сочленовной поверхности на quadratojugale шириной 12 мм (экз. ПИН, № 5388/47), образующий большое отверстие (foramen paraquadratum), сформирован так же хорошо, как на одноименной кости D. campbelli (экз. ПИН, № 4818/1752), которая втрое крупнее. При этом на кости шириной 8 мм (экз. ПИН, № 5388/402) отросток более короткий, а отверстие раскрыто сильнее. Jugale отличается от прочих двинозавров за счет заметного укорочения вдоль продольной оси. Отверстия для нервов и сосудов развиты как у D. primus (Шишкин, 1973).

Пропорции vomer сундырской формы соответствуют наиболее мелкоразмерной кости D. campbelli (экз. ПИН, № 4818/1846) длиной 10 мм. Для D. egregius кость заметно более вытянута продольно (Кv – 0.28–0.44) у экземпляров длиной 50–57 мм, у D. primus – 0.32 (длина

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> В качестве опорной группы для морфологического сравнения с сундырским двинозавром были выбраны тримерорахидные представители базальных Dvinosauria, поскольку именно они являются наиболее близкими по возрасту к древнейшему Dvinosaurus gubini sp. nov. Это существенно для установления признаков переходности от Trimerorhachidae к Dvinosauridae в подтверждение той точки зрения, что Dvinosaurus происходит от Trimerorhachidae, несмотря на отсутствие у последних типично брахиопоидных черт, в частности, наличие короткого и широкого черепа и отсутствие ушной вырезки (Romer, 1947; Шишкин, 1973).

34 мм). Важным отличием сундырской формы являются полностью сформированные зубы межклыкового ряда с их численностью, соответствующей наиболее крупноразмерным сошникам D. campbelli – до четырех на переднем и заднем медиальных отростках (Губин, 2004). У D. primus этих зубов от трех до четырех, у D. egregius – от 0 до двух. На примере гороховецкого двинозавра на небной кости, которая несколько крупнее vomer из Сундыря, озубление только начинает проявляться, при этом суммарное число зубов в три-четыре раза меньше, чем на более крупных экземплярах.

Фрагментарное transversum, длина которого не превышала 10 мм, дает представление о топографии и численности предклыковых зубов. Их число меньше на один, чем у D. campbelli (в трех случаях из четырех число зубов – четыре), и соотносится с D. primus (экз. ПИН, № 522/11) три зуба. Форма и положение зубного ряда отличается от прочих двинозавров: он прямой, ориентированный в сторону лингвального края под небольшим углом относительно длинной оси кости. У D. primus данный ряд имеет наиболее схожее строение, но ориентирован вдоль осевой линии. У D. campbelli зубной ряд с лингвальной стороны огибает передний клык, не заходя сильно вперед (экз. ПИН, №№ 4818/807, 1707, 1739, 1740). У D. egregius предклыковые зубы на transversum отсутствуют (голотип и экз. ПИН, № 1100/23), как и у Dvinosaurus sp. из местонахождения Климово-1 (экз. ПИН, № 4549/1). Рассматриваемые зубы у сундырской формы хорошо сформированы, при этом отмечается их размерная дифференциация (максимальная разница в диаметре основания коронки – полтора раза). Это не типично для D. campbelli, на наиболее мелких костях (экз. ПИН, №№ 4818/807, 1707) которого длиной 25 и 26 мм, соответственно, разницы в диаметре основания коронки нет – она становится заметна на костях длиной 40 мм (экз. ПИН, № 4818/1739).

Примечательно, что у сундырского двинозавра на двух экземплярах parasphenoideum (экз. ПИН, №№ 5388/388, 391), схожего по общему плану строения с D. primus (Шишкин, 1973), отмечается приросшее хорошо окостеневшее basisphenoideum шириной 7 и 10 мм, так же как у D. campbelli c basisphenoideum шириной 17 мм (экз. ПИН, № 4818/515), в отличие от других видов (Губин, 2004). Crista sellaris аналогична таковой у D. primus (Shishkin, 1968; Шишкин, 1973); расположенная позади нее пара отверстий у других двинозавров не выражена. Передний отросток парасфеноида широкий, как у D. campbelli.

Exoccipitale не несет существенных отличий от D. primus (Шишкин, 1973) и D. campbelli (Губин, 2004), за исключением того, что вырезка под X нерв не вдается глубоко в кость.

Кі сундырского двинозавра наибольший (0.118-0.18) по сравнению с другими Dvinosaurus: D. primus – 0.085–0.124, D. campbelli – 0.111– 0.117, D. egregius - 0.109-0.129 (табл. 1). Для 15 экземпляров dentalia D. gubini sp. nov., paзличающихся по ширине симфиза в три раза (от 2.6 до 7.7 мм), можно проследить изменение характера озубления зубного ряда (рис. 8, a-e). Общее число зубов на кости (46 шт.) ближе всего к D. primus (35-41 шт.). Это больше, чем у D. campbelli (31 шт.) и меньше, чем у D. egregius (42-53 шт.). По числу зубов от переднего конца симфиза до первого увеличенного зуба в ряду (13-18) сундырская форма ближе к D. primus (12–16) и D. campbelli (14–15). У D. egregius их в целом может быть больше – 16–20. По числу зубов от первого увеличенного зуба в ряду до заднего края клыковой ямки (5-10) сундырский двинозавр не отличается от других видов: D. primus – шесть-восемь, D. campbelli – пятьдевять, D. egregius – шесть-десять. По числу увеличенных зубов в ряду (четыре-шесть) сундырская форма превосходит прочих двинозавров: D. primus – два–четыре, D. egregius – три-четыре, D. campbelli – четыре зуба. Стоит отметить, что для почти соразмерных челюстных костей D. primus (экз. ПИН, № 1535/1), D. campbelli (экз. ПИН, № 4818/1447) и D. egregius (экз. ПИН, № 1100/76) дифференциация зубов менее выражена (разница в диаметре оснований коронок и зубных ямок не превышает полтора-два раза). Примерно в половине случаев у D. gubini sp. nov. наблюдается выклинивание зубного ряда у симфизных клыков. Частота выклинивания зубного ряда у P. primus и D. egregius почти аналогична, при этом у D. campbelli – это 100% случаев. Для размерного интервала с шириной симфиза 2.6-3.1 мм на четырех экз. отмечается выклинивание либо вдоль всей клыковой пары, либо только вдоль позади стоящего клыка. Стоит отметить, что у экземпляра с шириной симфиза 5.2 мм выклинивание происходит на величину одного зуба - пятого или шестого по счету от начала ряда. Резко отличным в сравнении с сундырской формой является D. campbelli. На всех 10 dentalia гороховецкого двинозавра с шириной симфиза 6-20 мм наблюдается выклинивание

зубного ряда. Совершенно нехарактерным признаком для двинозавров, обнаруженным у D. gubini sp. nov., является непарный симфизный клык. При сравнении соразмерных dentalia сундырского двинозавра (экз. ПИН, № 5388/399) и D. campbelli (экз. ПИН, № 4818/1447), у первого лингвальная часть симфиза менее массивная. Отмеченный у сундырской формы гребень на вентральной стороне dentalia также характерен для Dvinosaurus из местонахождений Устье Стрельны (экз. ПИН, № 4548/147) и Старая Тотьма (экз. ПИН, № 1535/2), а также D. egregius (экз. ПИН, № 5022/223), но развит гораздо слабее. У прочих двинозавров рассматриваемый гребень не выражен вовсе. На лингвальной стороне на месте прикрепления praecoronoideum в пределах области расширения зубного ряда присутствует крупная площадка в виде сильно вытянутого треугольника (голотип ПИН, № 5388/445), которая в два раза больше, чем у более крупных зубных костей D. primus из Старой Тотьмы (экз. ПИН, № 1535/1) и Титовой Горы (экз. ПИН, № 4545/1) с площадкой овальной формы. По форме и размеру рассматриваемая площадка больше сходна с таковой D. campbelli (экз. ПИН. № 4818/1177) и D. egregius (экз. ПИН, № 1100/57).

Степень зарастания отверстия для хорды, наблюдаемая на гипоцентрах D. gubini sp. nov., соответствует таковой у D. campbelli (Губин, 2004), при этом выше, чем у D. primus, слабее, чем v D. purlensis, и гораздо слабее, чем v D. egregius (Шишкин, 2000). Преобладающие грацильные гипоцентры очень схожи с гипоцентрами двинозавра из местонахождений Климово-1 (экз. ПИН, №№ 4549/31-33). Индекс Кhc, равный 0.44-0.54, ближе всего к D. primus (Кhc -0.4-0.64) шириной 24-35 мм и Т. insignis (Khc -0.55-0.62) шириной 15-20 мм. Сильнее отличаются гипоцентры D. campbelli (Khc -0.33-0.77) шириной 16-43 мми, особенно, D. egregius (Khc-0.42-1.14) шириной 17-39 мм. Наиболее существенны различия с гипоцентрами D. purlensis (Khc - 0.68-0.78) шириной 15-25 мм. По своим морфометрическим показателям наиболее крупный гипоцентр сундырского двинозавра более соответствуют самым крупным элементам D. campbelli, которые вдвое крупнее.

Стоит отметить, что для одноразмерных плевроцентров D. campbelli (диапазон высот 17– 28 мм) и D. egregius (диапазон высот 15–35 мм) возможна морфологическая и морфометрическая вариабельность, что может быть связано с их положением в позвоночном столбе. Индексы Крс1 и Крс2 у сундырского двинозавра близки по своим значениям среднеразмерным экземплярам D. campbelli, при этом они мельче их в 2.5 раза. В целом для D. campbelli рассматриваемые индексы находятся в пределах 0.39–0.55 и 0.26–0.42, соответственно. У D. primus они схожи – 0.42–0.53; 0.31–0.43. Сильнее отличается D. egregius – 0.31–0.69; 0.23–0.53 и D. purlensis – 0.5–0.61; 0.44–0.55. Изгиб и положение фасетки не находят каких-либо заметных отличий от других видов.

Степень окостенения гипо- и плевроцентров D. gubini sp. nov., судя по внешним признакам наиболее мелких экземпляров, достаточно высокая, сопоставимая с более крупными элементами тел позвонков других двинозавров, притом что число обнаруженных гипо- и плевроцентров D. gubini sp. nov. крайне невелико (пять экз.) по сравнению с числом черепных (101 экз.) и нижнечелюстных элементов (43 экз.), а также ключиц (27 экз.) и подвздошных костей (28 экз.). Здесь стоит обратить внимание на то, что окостенение тел позвонков у темноспондильных амфибий происходило позднее невральных дуг (Fröbisch et al., 2010). При этом неясно, почему среди посткраниальных элементов отсутствуют остистые отростки, если предположить, что все остатки сундырского двинозавра принадлежат ювенильным особям, а их сохранность зависела от степени окостенения.

Сращенных между собой позвонковых элементов на примере всего трех гипоцентров не выявлено, в отличие от других видов (Shishkin, 1989). У D. campbelli срастание обнаружено на двух гипоцентрах из 50, у D. egregius – на двух из 70, у D. primus – на трех из 11, у D. purlensis – на четырех экземплярах из пяти. Может ли срастание быть обусловлено крупными размерами и соответствующей им стадией индивидуального развития – сказать трудно. На примере D. campbelli срастание отмечается на позвонках, различающихся по размеру в 1.2 раза, D. purlensis – в 1.2 раза, D. primus – в 1.1 раза и D. egregius – соразмерных. При этом наиболее мелкоразмерный гипоцентр D. purlensis без приросших плевроцентров меньше в 1.3 раза наиболее мелкоразмерного позвонка со срастанием.

Facies clavicularis на межключице заметно уже (1/6–1/8 от общей ширины кости), чем у D. primus – 1/4 (экз. ПИН, № 156/22), a trabecula sternalis выражена сильнее, чем у D. primus из местонахождения Семин Овраг-1, у которого поверхность сглажена (экз. ПИН, № 156/22). Угол

Yt ключицы больше, чем у D. primus – 112°–125° и D. campbelli (экз. ПИН, № 4818/1771) – 120°.

Форма поперечного сечения диафиза плечевых костей схожа с D. primus и D. campbelli (Никитин, 1995; Губин, 2004). Индекс Kh1, равный 4.0-5.5, ближе к D. egregius (5.75-5.76), в то время как у D. primus он колеблется от 3.22 до 4.73, а у D. campbelli – от 3.23 до 4.4. Медиальный надмыщелок плечевой кости значительно уже (Ydh - $62^{\circ}-67^{\circ}$ ), yem v D. primus (Ydh -  $83^{\circ}-120^{\circ}$ ), D. campbelli (Ydh  $-72^{\circ}-136^{\circ}$ ) и D. egregius (Ydh -95°). Энтэпикондилярный угол (Yen – 110°-140°) соответствует таковому у D. primus –  $105^{\circ}$ – 135°. У D. campbelli он составляет 110°-120°, у D. egregius – 130°. Индекс Кh2, равный 0.06-0.10, близок к D. campbelli – 0.06–0.11, в то время как у D. egregius – 0.20, у D. primus – 0.26. Угол скрученности (Yhr  $-60^{\circ}-65^{\circ}$ ) соответствует таковому у D. campbelli – 38°–65° и D. primus – 50°-75°. У D. egregius он равен 70°.

Для ilium угол Yil равен  $73^{\circ}-85^{\circ}$  и очень близок к D. primus —  $83^{\circ}$ , в то время как у D. egregius —  $50^{\circ}-55^{\circ}$ , а у D. campbelli —  $86^{\circ}-100^{\circ}$ . Угол Yli равен  $75^{\circ}-112^{\circ}$  и соотносится по значениям с D. primus —  $92^{\circ}$  и D. campbelli —  $97^{\circ}-105^{\circ}$ . У D. egregius рассматриваемый угол может быть больше —  $98^{\circ}-120^{\circ}$ .

Из суммарного числа 46 морфологических и морфометрических показателей черепа, нижней челюсти и элементов посткраниального скелета для D. gubini sp. nov. выделено 17 "уникальных" признаков, не обнаруженных у прочих двинозавров. При этом по 21 признаку сундырская форма соотносится с D. primus, по 16 – с D. campbelli и только по четырем – с D. egregius. Сходства с D. purlensis (возможно сравнивать только элементы позвонков) не обнаружено.

Замечания. На основании изучения морфологии и степени окостенения элементов скелета сундырского двинозавра и их сравнения с соразмерными костями других видов Dvinosaurus был выделен комплекс морфологических признаков, указывающих на то, что наиболее крупные особи описываемого вида не соответствуют ювенильной стадии индивидуального развития. Это является существенным при описании нового таксона, поскольку разница в морфологии скелетных элементов мелко- и крупноразмерных особей темноспондильных амфибий одного вида может быть достаточно различной, чтобы ошибочно отнести их к разным видам. На то, что наиболее крупные особи D. gubini sp. nov. принадлежали взрослым животным, указывает следующее:

 Достаточно узкий череп при его небольшом размере по сравнению с другими двинозаврами. При этом нужно учитывать, что по мере увеличения размера у темноспондильных амфибий, в т.ч. неотенических, происходило продольное вытягивание черепа.

2) Размер орбит относительно размера черепа сопоставим с крупноразмерными черепами других (не ювенильных) двинозавров.

3) Пинеальное отверстие достаточно отдалено от заднего края орбит.

4) Хорошо окостеневший basisphenoideum сформирован так же хорошо, как одноименная кость D. campbelli (экз. ПИН, № 4818/1752), ко-торая втрое крупнее. Это не ювенильное состояние (Шишкин, 1973).

5) Развитый отросток с сочленовной поверхностью на quadratojugale, образующий foramen paraquadratum.

6) Полностью сформированные зубы межклыкового ряда на vomer и transversum с выраженной размерной дифференциацией, которая наблюдается также и на dentale, чего нет у соразмерных костей других двинозавров.

7) В пределах желоба под arteria mandibularis развиты входные отверстия ее альвеолярных ветвей, что не типично для соразмерных dentalia других двинозавров, относимых к молодым особям (Шишкин, 1973).

8) Самые крупные элементы позвонков морфометрически, с учетом высокой степени окостенения, соответствуют наиболее крупным гипоцентрам D. campbelli с разницей в размере в два раза, и среднеразмерным плевроцентрам, которые крупнее в 2.5 раза.

Некоторые отличительные особенности морфологии скелета D. gubini sp. nov. наблюдаются у представителей других семейств Dvinosauria. В нариальной области D. gubini sp. nov. крупное nasale по общей морфологии и контактам с praemaxillare и frontale сходно с носовой костью Trypanognathus remigiusbergensis, имеющего пока неясное систематическое положение внутри Dvinosauria (Schoch, Voigt, 2019). Шов nasale-frontale сундырского двинозавра схож с таковым у тримерорахида Neldasaurus wrightae (Chase, 1965). Теменная кость D. gubini sp. nov. по своей общей морфологии, а также по шву между правой и левой костями, напоминает эобрахиопидов Isodectes obtusus и Erpetosaurus radiatus (Sequeira, 1998; Milner, Sequeira, 2011).

У сундырской формы, по всей видимости, был контакт parietale с postorbitale, характерный для Tupilakosauridae.

Довольно короткое и широкое supratemporale сундырского двинозавра по общей морфологии и форме переднего шва среди прочих Dvinosauria ближе всего к эобрахиопидам Acroplous vorax, Isodectes obtusus (Coldiron, 1978; Sequeira, 1998), а также тримерорахидам Trimerorhachis insignis, Neldasaurus wrightae и Procuhy nazariensis (Chase, 1965; Milner, Schoch, 2013; Marsicano et al., 2021). Однако стоит отметить, что у перечисленных таксонов (кроме A. vorax) обособлялось intertemporale, которое, вероятнее всего, отсутствовало у D. gubini sp. nov. Наличие межтеменной кости весьма характерно для базальных Dvinosauria (Eobrachyopidae и Trimerorhachidae). Кроме Dvinosauridae и Tupilakosauridae, эта кость также неизвестна у эобрахиопид Erpetosaurus radiatus и A. vorax (Coldiron, 1978; Milner, Sequeira, 2011), а также двинозаврий Timonva anneae и Bermanerpeton kinnevi (Marsicano et al., 2021; Werneburg et al., 2021).

Передний отросток parasphenoideum у D. gubini sp. nov. широкий, как у Tupilakosauridae. При сравнении с Tupilakosauridae, преобразование тримерорахоидного плана строения у предков которых произошло, вероятно, еще до обособления Dvinosauridae (Olson, Lammers, 1976; Milner, Sequeira, 2004), морфология черепа сундырского двинозавра не находит ничего нового, кроме уже ранее установленного сходства (Шишкин, 1973, 2011).

Изгиб зубной кости (Кі) сундырского двинозавра (0.118–0.18) выше, чем у Trimerorhachidae: T. insignis – 0.1–0.13, T. greggi – 0.12, N. wrightae – 0.124, L. lehmani – ~0.14, P. nazariensis – 0.21 (табл. 1). У наиболее древнего тримерорахида Lafonius lehmani из верхнекаменноугольных отложений формации Мадера (Нью-Мексико, США) в симфизной части зубной кости присутствует обособленный от внешнего зубного ряда одинарный клык (Berman, 1973), который мог проявиться у некоторых особей сундырского двинозавра, как плезиоморфный признак. У наиболее поздних тримерорахид симфизный клык, как и у дефинитивных двинозавров, парный (Milner, Schoch, 2013; Cisneros et al., 2015).

Преобладающие грацильные гипоцентры D. gubini sp. nov. очень схожи с гипоцентрами Trimerorhachis insignis (Pawley, 2007).

Материал. Кроме голотипа, из типового местонахожления: предчелюстная кость (экз. ПИН, № 5388/406) верхнечелюстные кости (экз. ПИН, №№ 5388/394, 400, 410) носовая кость (экз. ПИН, № 5388/481), слезная кость (экз. ПИН, № 5388/452), лобные кости (экз. ПИН, №№ 5388/470, 471, 491), скуловые кости (экз. ПИН. №№ 5388/4, 48, 439), заднелобная кость (экз. ПИН, № 5388/453), теменные кости (экз. ПИН, №№ 5388/21, 389, 390), заглазничная кость (экз. ПИН, № 5388/453), надвисочные кости (экз. ПИН, №№ 5388/324, 392, 451, 492), чешуйчатые кости (экз. ПИН, №№ 5388/203, 407, 479), квадратно-скуловые кости (экз. ПИН, №№ 5388/47, 402), сошник (экз. ПИН, № 5388/456), поперечная кость (экз. ПИН, № 5388/490), парасфеноиды с базисфеноидом (экз. ПИН, №№ 5388/388, 391, 450), затылочная кость (экз. ПИН, № 5388/457), зубные кости (экз. ПИН, №№ 5388/45, 393, 395, 397, 399, 404, 409, 411, 412, 413, 414, 443, 444, 447, 454, 455, 474, 475, 478, 480, 493), гипоцентры (экз. ПИН, №№ 5388/223, 323, 473, 545), плевроцентры (экз. ПИН, № 5388/546, 547), плечевые кости (экз. ПИН, №№ 5388/466, 467, 468, 469), ключицы (экз. ПИН, №№ 5388/46, 396, 398, 403, 405, 415, 441, 472, 476, 513), межключицы (экз. ПИН, №№ 5388/440, 463, 464, 465, 477, 544), подвздошные кости (экз. ПИН, №№ 5388/458, 459, 460, 461, 462).

# ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование морфологии и морфометрии Dvinosaurus gubini sp. nov. позволило установить, что новый вид от прочих Dvinosaurus отличают: сравнительно малый размер черепа (максимальная реконструируемая длина по сагиттальной линии до 130 мм) при хорошей развитости его отдельных элементов; узкий череп (сильно вытянутые вдоль продольной оси parietalia, узкое тело parasphenoideum, сильный изгиб dentalia); jugale короткое и широкое; parietale с хорошо выраженными отверстиями на вентральной стороне; supratemporale с парой отверстий у затылочного края вентральной стороны; parasphenoideum с широким основанием мечевидного отростка и двумя парами отверстий за седловидным гребнем; basisphenoideum хорошо окостеневшее; transversum с прямым и ориентированным в сторону лингвального края под небольшим углом к длинной оси зубным рядом; dentale с большим числом зубов (до 46) и, в нескольких случаях, с одинарным симфизным клыком, а также с отходящим с лабиальной стороны симфиза вниз хорошо развитым симфизным гребнем; большой угол (135—152°) тыльного наклона дорсального отростка; interclavicula с хорошо выраженной грудинной перекладиной и узкими площадками налегания на ключицы; узкий медиальный надмыщелок humerus.

Также удалось установить, что наиболее крупноразмерные элементы скелета (parasphenoideum, vomer, transversum, dentale) двинозавра из местонахождения Сундырь-1 по степени окостенения и наличию размерной зубной дифференциации развиты гораздо лучше, нежели соразмерные кости других видов Dvinosaurus, и соответствуют не ювенильным животным. Представительная по сравнению с другими видами Dvinosaurus размерная и численная выборка дала возможность охарактеризовать особенности строения лобной, скуловой, надвисочной, зубной костей, ключицы, межключицы и подвздошной кости для разных онтогенетических стадий, в т.ч., наиболее ранних, которые неизвестны среди прочих представителей рассматриваемого рода. На фоне выявленных возрастных преобразований стало возможно уточнить особенности закладки и изменения топографии каналов боковой линии в виде характерных желобков на покровных элементах черепа. Этот процесс начинался очень рано. Необычным является отсутствие у сундырского двинозавра влияния разрастания симфизных клыков на зубной ряд с его последующим пережимом и разделением, как это предполагалось для двинозавров по мере их взросления. Орнамент наиболее мелкоразмерных покровных элементов черепа демонстрирует шагренистую скульптуру, которая по мере увеличения размера становилась более упорядоченной, с прямыми радиально ориентированными гребнями. Грудинная перекладина на межключице имеет возрастную тенденцию к увеличению массивности и сглаживанию поверхности. Угол между ключичной пластиной и ее дорсальным отростком с увеличением размера уменьшался, а нижний конец ilium – заметно расширялся.

D. gubini sp. nov. соотносится с типовым видом D. primus, практически, по половине из установленных морфологических и морфометрических показателей. Несколько в меньшей степени наблюдается сходство с D. campbelli, тогда как наибольшие различия – с D. egregius и D. purlensis. При этом можно выделить не менее существенные отличия от всех известных представителей рода Dvinosaurus, которые характеризуют сундырского двинозавра как новый вид. Среди выделенных "уникальных" отличительных признаков, а также признаков, характерных для Dvinosaurus, есть те, которые указывают на сходство наиболее древней среди Dvinosaurus сундырской формы с базальными Dvinosauria. К ним относятся относительно малый размер, присуший явно не ювенильным особям, а также суженность черепа, не наблюдаемая у крупнейших Dvinosaurus, с учетом общей возрастной тенденции его продольного вытягивания. Самые высокие среди двинозавров геометрические показатели, такие как вытянутость покровных костей черепа (parietale и frontale) и parasphenoideum, изогнутость нижней челюсти, соответствуют аналогичным показателям тримерорахид. Строение нариальной области имеет сходство не только с тримерорахидами, но и двинозавриями рода Trypanognathus. Строение теменной кости ближе к эобрахиопидам. Общая морфология и характер переднего шва supratemporale схожи с таковыми тримерорахид и эобрахиопид. Необычной особенностью сундырской формы является нехарактерный для позднепермских темноспондильных амфибий непарный симфизный клык, выявленный на нескольких зубных костях и типичный для более древних форм, в т.ч. ранних тримерорахид. В строении посткрания стоит отметить грацильные гипоцентры с широким отверстием для хорды, более характерные для тримерорахид, чем для двинозаврид. Отсутствие у сундырского двинозавра межтеменной кости заметно отличает его от большинства базальных Dvinosauria (кроме Erpetosaurus и Acroplous), при этом находит сходство со всеми известными Dvinosauridae, Tupilakosauridae и такими двинозавриями, как Timonya и Bermanerpeton.

Рассмотренные общие черты строения скелетных элементов D. gubini sp. nov. и базальных Dvinosauria, в частности, предковых Trimerorhachidae, указывают на наличие у древнейших Dvinosauridae некоторых переходных признаков на предполагаемой эволюционной линии Trimerorhachidae — Dvinosauridae, отсутствующих у более продвинутых двинозавров поздней перми.

\*\*\*

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-24-00074, https:// rscf.ru/project/23-24-00074/".

Авторы искренне признательны сотрудникам Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН, Вятского палеонтологического музея (Киров), Казанского (Приволжского) федерального ун-та, а также студентам Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова и Саратовского национального исследовательского государственного ун-та им. Н.Г. Чернышевского, принимавшим активное участие в полевых работах и сборе материала. Авторы благодарны М.А. Шишкину, В.В. Буланову, И.В. Новикову (ПИН РАН), П.П. Скучасу (Санкт-Петербургский государственный ун-т) за ценные замечания и рекомендации при подготовке статьи. За фотографирование материала отдельная благодарность С.В. Багирову (ПИН РАН).

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Амалицкий В.П.* Раскопки древних позвоночных животных на севере России // Мир божий. 1901. № 1. С. 71–82.

*Амалицкий В.П.* Dvinosauridae // Северо-Двинские раскопки проф. В.П. Амалицкого. Вып. 1. Петроград, 1921. 20 с.

Буланов В.В., Голубев В.К. Водный блок сундырского сообщества позднепермских позвоночных Восточной Европы // Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы: Сб. материалов Междунар. науч. конф., посвящ. 170-летию со дня открытия пермской системы (Пермь, 5–9 сентября 2011 г.). Пермь: Перм. гос. ун-т, 2011. С. 47–55.

*Быстров Б.П., Ефремов И.А.* Benthosuchussushkini Efr. – лабиринтодонт из эотриаса реки Шарженги. М.: Издво АН СССР, 1940. 152 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 10. Вып. 1).

*Вьюшков Б.П.* Местонахождение пермских наземных позвоночных в окрестностях г. Вязники // Палеонтол. журн. 2018. № 2. С. 58–65.

*Голубев В.К.* Пермские и триасовые хрониозухии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам. М.: Наука, 2000. 174 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 276).

*Голубев В.К., Буланов В.В.* Амфибии сундырского фаунистического комплекса пермских тетрапод Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2018. № 6. С. 50–62.

*Голубев В.К. Куркин А.А., Сенников А.Г.* О возрасте сундырского комплекса пермских тетрапод Восточной Европы // Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы: Сб. материалов Междунар. науч. конф., посвящ. 170-летию со дня открытия пермской системы (Пермь, 5–9 сентября 2011 г.). Пермь: Перм. гос. ун-т, 20116. С. 299–302.

*Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г.* О возрасте сундырского фаунистического комплекса пермских тетрапод Восточно-Европейской платформы // Учен. зап. Казанск. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2015. Т. 157. Кн. 1. С. 49–58.

*Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г., Березин А.Ю.* Новая фауна пермских тетрапод Восточной Европы // Палеострат–2011. Годичн. собр. секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 24–26 января 2011 г.). Прогр. и тез. докл.. М.: ПИН РАН, 2011а. С. 30–32.

Голубев В.К., Сенников А.Г. Среднепермское событие в истории фауны тетрапод Восточной Европы // Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеогеография. Матер. конф., посвященной 80-летию со дня рождения Виталия Георгиевича Очева (1931-2004). М.: ПИН РАН, 2011. С. 13–16.

*Губин Ю.М.* Новый двинозавр (Amphibia: Temnospondyli) из верхнетатарских отложений Среднего Поволжья // Палеонтол. журн. 2004. № 2. С. 72–80.

*Ефремов И.А.* Материалы по пермо-триасовым лабиринтодонтам // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1932. Т. 1. С. 57–68.

*Ивахненко М.Ф.* Тетраподы Восточно-Европейского плакката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь, 2001. 200 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 283).

Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: Наука, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).

Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринов Л.П. и др. Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 72–92.

*Миних М.Г., Миних А.В., Сенников А.Г. и др.* Новые данные о представителях фауны позвоночных в вятском ярусе верхней перми бассейна Верхней Волги // Недра Поволжья и Прикаспия. 2015. № 82. С. 28–35.

*Нелихов А.Е.* Изобретатель парейазавров. Палеонтолог В.П. Амалицкий и его галерея. М.: Фитон XXI, 2020. 312 с.

*Никитин В.Б.* К морфологии посткраниального скелета Dvinosaurus (Amphibia, Temnospondyli). 1. Структурное разнообразие передней конечности // Палеонтол. журн. 1995. № 3. С. 76–85.

Сенников А.Г., Голубев В.К. Последовательность пермских фаун тетрапод Восточной Европы и пермо-триасовый экологический кризис // Палеонтол. журн. 2017. № 6. С. 30–41.

Сенников А.Г., Губин Ю.М., Голубев В.К. и др. Новый ориктоценоз водного сообщества позднепермских позвоночных Центральной России // Палеонтол. журн. 2003. № 4. С. 80–88.

Сучкова Ю.А., Голубев В.К. Новый примитивный тероцефал (Therocephalia, Theromorpha) из средней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2019. № 3. С. 88–96.

Ульяхин А.В. Морфология посдентальных костей нижней челюсти позднепермского Dvinosaurus (Amphibia: Temnospondyli) как главный показатель видовых различий // Фундаментальная и прикладная палеонтология. Матер. LXIV сессии Палеонтол. об-ва при РАН (2–6 апреля 2018 г., Санкт-Петербург). Тез. докл. СПб., 2018а. С. 238–241.
Ульяхин А.В. Архаичный двинозаврид из позднепермского местонахождения Сундырь-1, Марий Эл // Палеострат—2018. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 29—31 января 2018 г.). Прогр. и тез. докл. М.: ПИН РАН, 20186. С. 56—57.

Ульяхин А.В. Морфологические и тафономические особенности двинозавра (Amphibia: Temnospondyli) из позднепермского местонахождения Гороховец, Владимирская область. Выпускная квалификационная магистерская работа. М.: МГУ, 2019. 72 с.

*Ульяхин А.В.* Изменчивость покровных элементов плечевого пояса Platyoposaurus (Temnospondyli, Archegosauridae) из средней перми Восточной Европы // Учен. зап. Казанск. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2021. Т. 163. Кн. 2. С. 238–250.

*Ульяхин А.В.* Морфология и изменчивость Platyoposaurus (Amphibia, Temnospondyli) из средней перми Восточной Европы. Дисс. ... канд. геол.-мин. наук. М.: МГУ, 2023. 358 с.

Фетисова А.М., Голубев В.К., Веселовский Р.В., Балабанов Ю.П. Палеомагнетизм и магнитостратиграфия опорных пермско-триасовых разрезов центральной части Русской плиты: Жуков овраг, Слукино и Окский съезд // Геол. и геофиз. 2022. Т. 63. № 10. С. 1401–1419.

Шишкин М.А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 260 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 137).

Шишкин М.А. Эволюция древних амфибий (Plagiosauroidea). М.: Наука, 1987. 142 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 225).

Шишкин М.А. Эволюция шейных позвонков у темноспондильных амфибий и дифференциация ранних тетрапод // Палеонтол. журн. 2000. № 5. С. 62–74.

Шишкин М.А. Амфибии-тупилакозавриды (Temnospondyli) в пионерных тетраподных сообществах раннего триаса: происхождение и вопрос об очаге экспансии // Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеобиогеография: Матер. конф., посвящ. 80-летию со дня рождения Виталия Георгиевича Очева (1931–2004) (6 декабря 2011 г., Москва). М.: ПИН РАН, 2011. С. 53–57.

Шишкин М.А. Системная обусловленность формообразования и ее проявления в палеонтологической летописи // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 3–15.

Шишкин М.А., Сенников А.Г., Голубев В.К. О статье Б.П. Вьюшкова "Местонахождение пермских наземных позвоночных в окрестностях г. Вязники" (комментарии к публикации) // Палеонтол. журн. 2018. № 2. С. 66–77.

*Berman D.S.* A Trimerorhachid amphibian from the Upper Pennsylvanian of New Mexico // J. Paleontol. 1973. V. 47. № 5. P. 932–945.

*Bystrow A.P.* Dvinosaurus als neotenische form der Stegocephalen // Acta Zool. 1938. V. 19. P. 209–295. *Chase J.N.* Neldasaurus wrightae, a new rhachitomous labyrinthodont from the Texas Lower Permian // Bull. Mus. Compar. Zool. 1965. V. 133.  $\mathbb{N}$  3. P. 153–225.

*Cisneros J.C., Marsicano C., Angielczyk K.D. et al.* New Permian fauna from tropical Gondwana // Nat. Commun. 2015. V. 8676. № 6. P. 1–8.

Coldiron R.W. Acroplous vorax Hotton (Amphibia, Saurerpetontidae) restudied in the light of new material // Amer. Mus. Novit. 1978. N 2662. 27 p.

Englehorn J., Small B., Huttenlocker A. A redescription of Acroplous vorax (Temnospondyli: Dvinosauria) based on new specimens from the Early Permian of Nebraska and Kansas, U.S.A. // J. Vertebr. Paleontol. 2008. V. 28.  $\mathbb{N}$  2. P. 291–305.

*Fröbisch N.B., Olori J.C., Schoch R.R., Witzmann F.* Amphibian development in the fossil record // Semin. Cell Developmental Biol. 2010. V. 21. № 4. P. 424–431.

*Kurkin A*. New locality with dinocephalian fauna in the European Russia // Proceedings of the 16th Conf. of the Palaeontological Society of Southern Africa (Howick, August 5–8, 2010) / Eds. Mostovski M.B., Ovechkina M.N. Pietermaritzburg, 2010. P. 55–57.

*Marsicano C., Angielczyk K.D., Cisneros J.C. et al.* Brazilian Permian dvinosaurs (Amphibia, Temnospondyli): revised description and phylogeny // J. Vertebr. Paleontol. 2021. V. 41. № 1. P. 1–13.

*Milner A.R., Sequeira S.E.K.* Slaugenhopia texensis (Amphibia: Temnospondyli) from the Permian of Texas is a primitive tupilakosaurid // J. Vertebr. Paleontol. 2004. V. 24.  $\mathbb{N}$  2. P. 320–325.

*Milner A.R., Sequeira S.E.K.* The amphibian Erpetosaurus radiatus (Temnospondyli, Dvinosauria) from the middle Pennsylvanian of Linton, Ohio: morphology and systematic position // Spec. Pap. Palaeontol. 2011. V. 86. P. 57–73.

*Milner A.R., Schoch R.R.* Trimerorhachis (Amphibia: Temnospondyli) from the Lower Permian of Texas and New Mexico: cranial osteology, taxonomy and biostratigraphy // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2013. V. 270.  $\mathbb{N}$  1. P. 91–128.

*Olson E.C., Lammers G.E.* A new brachyopoid amphibian // Essays in palaeontology in honour of Loris Shano Russell / Ed. Churcher C.S. Toronto: Univ. Toronto Press, 1976. P. 45–57 (Misc. Publs Roy. Ontario Museum).

*Pawley K.* The postcranial skeleton of Trimerorhachis insignis Cope, 1878 (Temnospondyli: Trimerorhachidae): A plesiomorphic temnospondyl from the Lower Permian of North America // J. Paleontol. 2007. V. 81.  $\mathbb{N}_{2}$  5. P. 873–894.

*Romer A.S.* Review of the Labyrinthodontia // Bull. Mus. Compar. Zool. 1947. V. 99. № 1. P. 3–368.

*Sequeira S.E.K.* The cranial morphology and taxonomy of the saurerpetontid Isodectes obtusus comb. nov. (Amphibia: Temnospondyli) from the Lower Permian of Texas // Zool. J. Linn. Soc. 1998. V. 122. P. 237–259.

*Shishkin M.A.* On the cranial arterial system of labyrinthodonts // Acta Zool. 1968. V. 49. P. 1–22.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024

*Shishkin M.A.* The axial skeleton of early amphibians and the origin of resegmentation in tetrapod vertebrae // Progr. Zool. 1989. V. 35. P. 180–195.

Shishkin M.A., Novikov I.V., Sennikov A.G. et al. Triassic tetrapods of Russia // Paleontol. J. 2023. V. 57. № 12.

Schoch R.R., Voigt S. A dvinosaurian temnospondyl from the Carboniferous–Permian boundary of Germany sheds light on dvinosaurian phylogeny and distribution // J. Vertebr. Paleontol. 2019. V. 39.  $\mathbb{N}_{2}$  1. P. 1–14.

Schoch R.R., Witzmann F. Bystrow's Paradox – gills, fossils, and the fish-to-tetrapod transition // Acta Zool. 2011. V. 92. P. 251–265.

Sushkin P.P. Notes on the pre-Jurassic Tetrapoda from USSR. III. Dvinosaurus Amalitzki, a perennibranchiate stegocephalian from the Upper Permian of North Dvina // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1936. Т. 5. Р. 43–91.

*Werneburg R., Schneider J.W., Lucas S.G.* The new dvinosaurian Bermanerpeton kinneyi (Temnospondyli), with "branchiosaurid" characters, from the Late Pennsylvanian Kinney Brick Quarry in New Mexico // Bull. New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. 2021. V. 84. P. 433–451.

*Werneburg R., Witzmann F., Schneider J.W.* The oldest known tetrapod (Temnospondyli) from Germany (Early Carboniferous, Viséan) // Paläontol. Z. 2019. V. 93. P. 679–690.

*Witzmann F., Scholz H., Mueller J., Kardjilov N.* Sculpture and vascularization of dermal bones, and the implications for the physiology of basal tetrapods // Zool. J. Linn. Soc. 2010. V. 160.  $\mathbb{N}$  2. P. 302–340.

*Yates A.M., Warren A.A.* The phylogeny of the 'higher' temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli // Zool. J. Linn. Soc. 2000. V. 128. P. 77–121.

#### Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–12. Dvinosaurus gubini sp. nov.: 1 – quadratojugale sin., экз. ПИН, № 5388/47; 2 – parietale dex., экз. ПИН, № 5388/390; 3 – squamosum dex., экз. ПИН, № 5388/203; 4 – supratemporale sin., экз. ПИН, № 5388/451; 5 – jugale sin., экз. ПИН, № 5388/4; 6 – frontale sin., экз. ПИН, № 5388/470; 7 – lacrimale sin., экз. ПИН, № 5388/452; 8 – maxillare dex., экз. ПИН, № 5388/400; 9 – praemaxillare sin., экз. ПИН, № 5388/406; 10 – dentale dex., экз. ПИН, № 5388/493; 11 – transversum sin., экз. ПИН, № 5388/490; 12 – vomer dex., экз. ПИН, № 5388/456; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхняя пермь, нижняя часть верхнесеверодвинского подъяруса, нижнепутятинский подгоризонт, зона Suchonica vladimiri. Обозначения: fpq – foramen paraquadratum, sio – sulcus infraorbitalis, ssm – sulcus supramaxillaris, sso – sulcus supraorbitalis. Длина масштабной линейки 5 мм.

#### Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–8. Dvinosaurus gubini sp. nov.: 1 – clavicula dex., экз. ПИН, № 5388/472; 2 – parasphenoideum, экз. ПИН, № 5388/391; 3 – interclavicula, экз. ПИН, № 5388/463; 4 – ilium sin., экз. ПИН, № 5388/459; 5 – parasphenoideum, экз. ПИН, № 5388/450; 6 – humerus sin., экз. ПИН, № 5388/468; 7 – exoccipitale, экз. ПИН, № 5388/457: 7а – сверху, 76 – сзади; 8 – intercentrum, экз. ПИН, № 5388/323: 8а – спереди, 86 – сбоку; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхняя пермь, нижняя часть верхнесеверодвинского подъяруса, нижнепутятинский подгоризонт, зона Suchonica vladimiri. Обозначения: ас – аcetabulum, Bs – basisphenoideum, сd – crista deltopectoralis, cs – crista sellaris, en – entepicondylus, fap – foramen arteria palatina, fc – facies clavicularis, fcc – foramen arteria carotis cerebralis, fnp – foramen nervus palatinus VII, lo – linea obliqua, pc – processus cultriformis, pd – processus dorsalis, ps – processus supracetabulare, sap – sulcus arteria palatina, X – вырезка под X нерв. Длина масштабной линейки 5 мм.

# Ancient Species of the Genus *Dvinosaurus* (Temnospondyli, Dvinosauria) from the Permian Sundyr Tetrapod Assemblage of Eastern Europe

## A. V. Uliakhin<sup>1</sup>, V. K. Golubev<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

From the Sundyr-1 reference locality of the Sundyr faunal assemblage of Eastern Europe (Upper Permian, Upper Severodvinian Substage, Suchonica vladimiri Assemblage Zone), the oldest species of the genus *Dvinosaurus* Amalitzky, 1921 *Dvinosaurus gubini* sp. nov. The diagnostic criterions for the new species are its smaller size compared to other dvinosaurs, the narrowest skull, short and wide zygomatic bone, parasphenoid body with a more wide base of the cultriform process and a well ossified basisphenoid, a strongly curved dentary with a well-defined symphyseal crest extending downward from the labial side of the symphysis and, in a several cases, with a single symphyseal canine, a large angle (135–152°) between the clavicular plate and the dorsal process of the clavicle, narrow areas of the interclavicle for insertion of the clavicles, narrow entepicondylus of the humerus. The size, narrowness of the skull, the presence of a single symphyseal canine, and hypocentrum structure bring together a new form closer to the basal Dvinosauria, in particular, with ancestral Trimerorhachidae.

Keywords: Upper Permian, Severodvinian, Dvinosaurus, Dvinosauria, Temnospondyli, Sundyr Faunal Assemblage, Mari El, Eastern Europe





ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024 (ст. Ульяхина, Голубева)

УДК 564.53(470.51)

# ПЕРВАЯ НАХОДКА ИХТИОЗАВРА В УДМУРТИИ (ПРИУРАЛЬЕ, РОССИЯ)

© 2024 г. А. С. Бакаев<sup>*a*, *b*, *c*, *d*, **\***, А. В. Сергеев<sup>*c*</sup>, Н. Г. Зверьков<sup>*e*</sup></sup>

<sup>а</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

<sup>b</sup>Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, 420008 Россия

<sup>с</sup>Удмуртский государственный университет, Ижевск, 426034 Россия

<sup>а</sup>Самаркандский государственный университет имени Шарофа Рашидова, Самарканд, 140104 Узбекистан

<sup>е</sup>Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

\*e-mail: alexandr.bakaev.1992@mail.ru

Поступила в редакцию 12.04.2023 г. После доработки 05.09.2023 г. Принята к публикации 05.09.2023 г.

Из русловых отложений р. Кама (Воткинский р-н, Удмуртская Республика) описан туловищный позвонок ихтиозавра. Данный позвонок принадлежал довольно крупному ихтиозавру около 5–6 м длиной, по всей видимости, одному из крупнейших ихтиозавров, известных из Европейской России. Находка переотложенная, и ее точный возраст установить проблематично: по всей видимости, позвонок был принесен Камой из расположенных выше по течению обнажений юрских и меловых пород.

*Ключевые слова:* Ichthyosauria, морские рептилии, юра, мел, р. Кама, переотложенные остатки, четвертичное оледенение

DOI: 10.31857/S0031031X24020105, EDN: FGUCQF

В 2018 г. Д.А. Князевым на отвалах песчано-гравийной смеси (ПГС), находившихся непосредственно у уреза р. Кама, на территории урочища Паздеры (Воткинский р-н, Удмуртская Республика; см. рис. 1) был обнаружен хорошо минерализованный позвонок ихтиозавра (рис. 2). Это первая находка ихтиозавров в данном регионе. Источником ПГС являются неоплейстоцен-голоценовые [Государственная геол. карта 1 : 1 млн, O-(38), 39] аллювиальные отложения, добывающиеся в русле р. Кама поблизости от урочища (в радиусе 1 км). Описанный экземпляр хранится в кабинете зоологии и палеонтологии каф. ботаники, зоологии и биоэкологии Ин-та естественных наук Удмуртского государственного ун-та в г. Ижевск (УдГУ № Р1/1).

## ОПИСАНИЕ

Экз. УдГУ № Р1/1 представляет собой тело позвонка из средней части туловищного отдела, о чем свидетельствует положение бугорков для причленения ребер на середине высоты тела позвонка (рис. 2, *в*, *г*). Диапофиз и парапофиз разделены между собой, но сливаются с передним краем сочленовной поверхности. Сочленовные

поверхности имеют округлые очертания, слегка сужаясь в верней части, в сторону фасеток для невральной дуги (рис. 2, a,  $\delta$ ). Длина тела позвонка составляет 55 мм, высота — 115 мм, ширина — 130 мм. Таким образом, это очень крупный позвонок, по размеру превышающий позвонки самых крупных представителей позднеюрских родов Arthropterygius (длина 46 мм, диаметр 120 мм) и Undorosaurus (длина 46 мм, диаметр 125 мм), которые достигали 5–6 м в длину (Zverkov, Efimov, 2019; Zverkov, Prilepskaya, 2019).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Коренные мезозойские отложения сохранились только на крайнем северо-западе Удмуртии, и представлены исключительно нижним триасом, а в окрестностях места находки на дневную поверхность выходят породы средней перми (География Удмуртии..., 2009; Атлас..., 2016). В частности, коренной берег реки сложен белебеевской свитой казанского яруса пермской системы (Bulanov et al., 2022). Ближайшие к месту находки юрские отложения (из которых, вероятно, происходит данный позвонок) сохранились в 200 км к северу, на территории



**Рис.** 1. Географическое положение находки позвонка ихтиозавра: *a* – европейская часть России, *б* – Удмуртская Республика, *в* – местонахождение Паздеры.

Кировской обл. (Атлас..., 1961; Блом и др., 1967). Также аллохтонное происхождение имеет ругоза cf. Bothrophyllum sp. (определение Е.С. Казанцевой), обнаруженная на берегу Камы в 8 км к югу (с. Нечкино, Завьяловский р-н) от места находки позвонка. Ругоза заключена в окатанный, но не перекристаллизованный известняк. Ближайшие к месту находки морские нижнепермские отложения (из которых могла бы происходить данная ругоза) выходят на дневную поверхность примерно в 300 км к северо-востоку (Софроницкий, Ожгибесов, 1991; Геологические памятники..., 2009). Таким образом, обе окаменелости имеют разный возраст и разное происхождение, но обнаружены поблизости, что наряду со следами транспортировки однозначно указывает на переотложенный характер залегания окаменелостей.

Максимальные площадные оледенения не достигали места находок (Лавров, Потапенко, 2005; Андреичева и др., 2015), а их ближайшие достоверные границы находились на расстоянии более 350 км к северо-западу, в районе г. Котельнич Кировской обл. (Верещагин и др., 1993). По этой причине мы считаем маловероятной транспортировку этих окаменелостей ледниками до места находки. Транспортировка водами Камы в ее современном виде маловероятна изза относительно большого веса окаменелостей и низкой скорости течения реки. По данным разведочных работ на ПГС абсолютно на всех участках русла Средней Камы резко преобладает гравий фракции 10-20 мм (более 40%). Включения гальки единичны. Данный гранулометрический состав современного аллювия однозначно указывает на невозможность транспортировки

современной Камой обломков галечной размерности. Они могут лишь вымываться из коренного берега и четвертичных надпойменных террас. В то же время, в верхнечетвертичном аллювии первой надпойменной террасы нередки включения крупнообломочного материала, вплоть до крупной гальки и мелких валунов, а также костей наземных позвоночных мамонтовой фауны (обломки бивней, бедренных костей, позвонков и пр.). Не исключение и ближайшее к месту находки рассматриваемого позвонка -Волковское террасовое месторождение ПГС, где содержание фракции более 40 мм превышает 4%. Общее же содержание гравийно-галечных фракций достигает в основании залежи 62.87% (Гимранов, 2001). Таким образом, тяжелый позвонок на Паздеринском участке Камы мог быть вымыт из базальной пачки правобережной первой надпойменной террасы, где разрабатывается Волковский карьер ПГС. Эта терраса отличается довольно большой мощностью аллювия (более 10 м), что наряду с наличием крупнообломочного материала (превосходящего по размеру и весу позвонок ихтиозавра) свидетельствует о потоке, мощность и энергия которого достаточны для транспортировки рассматриваемой окаменелости.

Современная Кама течет по мезозойским отложениям только в своем верхнем течении, направленном на север, а по палеозойским морским отложениям не течет вообще [Государственная геол. карта 1 : 1 млн, О-(38), 39; Геологические памятники..., 2009; Атлас..., 2016]. Тем не менее, мы не можем полностью исключить вариант стокового привнесения по-



**Рис. 2.** Позвонок Ichthyosauria indet.: a -сзади,  $\delta -$ спереди, e -слева, e -справа,  $\partial -$ сверху, e -снизу; Россия, Удмуртская республика, Воткинский р-н, местонахождение Паздеры; позвонок происходит из юрских/меловых отложений, был переотложен в плейстоценовых отложениях. Обозначения: dia – диапофизы, fna – фасетки для невральных дуг, nc – невральный канал, par – парапофизы.

звонка из размытых мезозойских отложений без прорыва талых вод приледниковых озер. В частности, в позднеледниковье (18–13 тыс. л.н.) и во время среднеголоценового климатического оптимума (8–4.5 тыс. л.н.) фиксируется существенное увеличение стока в волжском бассейне (Sidorchuk et al., 2009; Lapteva et al., 2023), при котором реки, возможно, были способны транспортировать более крупные и тяжелые объекты. Однако данный вариант представляется менее вероятным по ряду причин: очень значительное расстояние переноса; массивность позвонка; распространение мезозойских отложений только в верховьях реки; большое число изгибов русла реки (меандры в верхнем течении, которые были еще более выраженными в среднем голоцене, и резкий поворот русла на юг ниже устья р. Южная Кельтма), создающих множество "ловушек", где позвонок мог бы застрять.

Поэтому мы считаем более вероятным, что перенос как позвонка ихтиозавра, так и ругозы связан с историей формирования современного русла Камы в среднем плейстоцене.

Современное очертание русла Камы формировалось в течение плейстоцена за счет перестройки структуры речной сети Арктического и Каспийского бассейнов (Краснов, 1948; Горецкий, 1964; Илларионов, 2006, 2010; Назаров, Копытов, 2020). Так, сегодня общепризнанно разделение верховьев современной Камы в лихвинское межледниковье между тремя водосборными бассейнами – исток относился к водосбору р. Вятка, участок от устья р. Порыш до устья р. Уролка – к бассейну р. Вычегда, весь нижний участок от устья р. Вишера – к бассейну так называемой восточной пра-Камы (Назаров, Копытов, 2020). Однако после таяния средненеоплейстоценовых ледников в районе совре-Камско-Вычегодского междуречья менного сформировалось крупное подпрудное озеро (Назаров, Копытов, 2020), именуемое в некоторых работах Тимшерским (Илларионов, 2006). Вероятно, это была часть более обширной озерной системы, называемой озером Коми, располагавшейся 90-80 тыс. л.н. в долинах Северной Двины, Вычегды, Печоры, Усы, Ижмы (Mangerud et al., 2004; Panin et al., 2020). Эта озерная система была разделена Тиманским кряжем на две части, соединявшиеся в районе Косминского камня, по долинам рек Цильма и Пеза (Maslennikova, Mangerud, 2001).

По всей видимости, в микулинское межледниковье с восстановлением зонального почвенно-растительного покрова на склонах прекращаются делювиальный смыв и солифлюкция, резко сокращается сток наносов, в результате чего реки начинают интенсивно врезаться (Бутаков, 1986). Активизации регрессивной эрозии верховьев рек способствовало неотектоническое поднятие территории и глубокая регрессия Каспия, что вызвало значительное снижение базиса эрозии в бассейне р. Белой. Именно Белая "стянула" сток обширной территории Приуралья и сыграла решающую роль в формировании единой Камской флювиальной системы. Интенсивное врезание рек в области Удмуртского порога, разделявшего Верхнюю и Среднюю Каму, вызвало прорыв воды из Тимшерского праозера в направлении бассейна Вятки на юго-западе и бассейна восточной пра-Камы на юго-востоке, образуя два спиллвея (Дедков, Стурман, 1992; Назаров, Копытов, 2020). Следует отметить, что оз. Коми имело несколько направлений стока по спиллвеям: через Полярный Урал (долину р. Соб) в бассейн Оби; в Белое и Балтийское моря через долину р. Цильма; и через Кельтминскую ложбину в Каспийское море (Mangerud et al., 2004). Однако, с учетом больших размеров озерной системы, каждый из путей стока мог быть обеспечен значительным количеством талой воды. Перенос позвонка и ругозы в микулинское время подтверждвется тем, что водосброс из приледниковых озер через Кельтминскую ложбину перестал функционировать после этого времени и не фиксируется во время последнего (ненецкого, являющегося аналогом валдайского) оледенения, а также после него (Panin et al., 2020).

А.Г. Илларионовым также высказывалось предположение о том, что прорыв талых вод Тимшерского озера в микулинское межледниковье происходил не только в верхнем течении современных Вятки и Камы, но также в районе г. Советск на Вятке и г. Оханск в среднем течении Камы (Илларионов, 2006, 2010). Таким образом, Тимшерское озеро как минимум частично занимало территорию, которую ранее занимал ледник.

Точные данные об объемах воды, которая после прорыва приледниковых озер перетекала в реки, отсутствуют. Ледниковое питание Волги даже во время максимального поступления талых вод не превышало величин в 55-70 км<sup>3</sup> в год (т.е., около четверти от ее современного стока). В частности, раннехвалынский подъем уровня Каспия в позднеледниковье (18-13 тыс. л.н.) можно объяснить увеличением площадного стока, без привлечения дополнительных ледниковых и межбассейновых источников воды (Sidorchuk et al., 2009). Однако событие прорыва талых вод было одномоментным в геологических масштабах и могло мало повлиять на увеличение уровня моря (т.е. почти не нашло отражения в толще осадочных пород). Но во время прорыва быстрое поступление объемов воды, существенно превышающих среднегодовой сток, могло сильно изменить гидродинамику речного потока, значительно увеличив его скорость на короткий срок, что подтверждается наличием спиллвеев. С нашей точки зрения, для переноса окаменелостей водным потоком ключевое значение имел не общий объем воды, поступление которой могло быть растянуто во времени, а краткость отрезка времени, за который она поступала в речную сеть и, соответственно, скорость потока. Талые воды прорывались, в т.ч. через конечную морену, аккумулировавшую обломочный материал с пройденных ледником территорий. Ледники московского оледенения двигались с двух направлений (Скандинавии и мезенской синеклизы с одной стороны, и Новой Земли и Пай-Хоя – с другой) (Андреичева и др., 2015). Ледники могли транспортировать обломочный материал, в т.ч. коренные породы, заключаюшие в себе окаменелости – как с северо-запада, так и с северо-востока. Позвонок мог быть транспортирован из северных регионов (возможно, с мезенской синеклизы), где распространены морские мезозойские отложения, а ругоза – с Тимана, где распространены морские палеозойские отложения (Геология СССР..., 1963; Геологическое наследие..., 2008).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, мы предполагаем, что позвонок ихтиозавра и другие были перенесены в результате прорыва подпрудного озера талыми водами из краевой морены московского ледника, куда они попали с разных территорий, благодаря встречному движению ледников.

\* \* \*

Работа выполнена в рамках государственного задания Казанского федерального университета (КФУ) (проект № FZSM-2023-0023) и Удмуртского государственного университета (УдГУ) (проект № FZSM-2024-0011).

Авторы выражают признательность А.Г. Меньшикову и М.Н. Загуменову (УдГУ) за помощь в обработке материала, С.В. Копытову (Пермский государственный национальный исследовательский университет) и А.Г. Илларионову (УдГУ) за рецензирование, которое значительно улучшило качество данной работы, а также В.В. Силантьеву, Р.Х. Сунгатуллину, С.О. Зориной (КФУ) за ценные комментарии при подготовке статьи, и Е.С. Казанцевой (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН) за определение коралла.

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреичева Л.Н., Марченко-Вагапова Т.И., Буравская М.Н., Голубева Ю.В. Природная среда неоплейстоцена и голоцена на Европейском Северо-Востоке России. М.: ГЕОС, 2015. 224 с.

Атлас литолого-палеогеографических карт Русской платформы и ее геосинклинального обрамления.

Часть II. Мезозой и кайнозой. Масштаб 1 : 5000000. М.– Л.: ГНТИ лит-ры по геологии и охране недр, 1961. 104 с.

Атлас Удмуртской республики. М.–Ижевск: Изд-во "Феория", 2016. 282 с.

Блом Г.И., Дрейсин А.Г., Камышева-Елпатьевская В.Г., Эвентов Я.С. Юрская система // Геология СССР. Поволжье и Прикамье. Т. 11. Ч. 1. М.: Госгеолтехиздат, 1967. С. 462–521.

*Бутаков Г.П.* Плейстоценовый перигляциал на востоке Русской равнины. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986. 143 с.

Верещагин В.А., Бутаков Г.П., Арзамасцев А.А. К петрографическим исследованиям валунов и границы оледенения в Вятско-Камском крае // Вестн. Удмурт. ун-та. 1993. № 3. С. 73–82.

География Удмуртии: природные условия и ресурсы. Ч. 1. Ижевск: Изд-во УдГУ, 2009. 254 с.

Геологические памятники Пермского края: Энциклопедия. Пермь: Горный ин-т УрО РАН, 2009. 616 с.

Геологическое наследие Республики Коми (Россия). Сыктывкар: Ин-т геологии Коми НЦ УрО РАН, 2008. 350 с.

Геология СССР. Архангельская, Вологодская области и Коми АССР. Т. 2. Ч. І. М.: Госгеолтехиздат, 1963. 871 с.

Гимранов Э.М. Отчет о результатах переоценки блока  $C_2$ -2 Волковского месторождения песчано-гравийной смеси в Воткинском районе УР, выполненной Удмуртской ГРЭ в 1995-2001 гг.

*Горецкий Г.И.* Аллювий великих антропогеновых прарек Русской равнины. Прареки Камского бассейна. М.: Наука, 1964. 416 с.

Государственная геологическая карта Российской Федерации (новая серия). Лист О-(38), 39 (Киров). Карта дочетвертичных отложений. СПб.: ВСЕГЕИ, 1999.

Дедков А.П., Стурман В.И. Кирсинская палеодолина и перестройка речной сети в верховьях Вятки и Камы // Геоморфология. 1992. № 2. С. 49–54.

*Илларионов А.Г.* К истории становления Камской эрозионной системы // Вестн. Удмурт. ун-та. Науки о Земле. 2006. № 11. С. 103–118.

Илларионов А.Г. Этапы формирования современной структуры Камской речной системы // Древние и современные долины и реки: история формирования, эрозионнные и русловые процессы: Межвуз. сб. науч. статей. Волгоград: Изд-во ВГПУ "Перемена", 2010. С. 32–50.

Краснов И.И. Четвертичные отложения и геоморфология Камско-Печорско-Вычегодского водораздела и прилегающих территорий // Материалы по геоморфологии Урала. М.-Л.: Изд-во Мин. геол. СССР, 1948. С. 47–88.

*Лавров А.С., Потапенко Л.М.* Неоплейстоцен северо-востока Русской равнины. М.: Аэрогеология, 2005. 221 с.

*Назаров Н.Н., Копытов С.В.* Этапы формирования речной сети бассейна Верхней Камы в плейстоцене //

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024

Уч. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2020. Т. 162. Кн. 1. С. 180–200.

Софроницкий П.А., Ожгибесов В.П. Международный конгресс "Пермская система Земного шара". Путеводитель геол. экскурсий. Часть 3. Пермская геологическая система Пермского Приуралья. Свердловск: Полиграфист, 1991. 152 с.

*Bulanov V.V., Kovalenko E.S., MacDougall M.J. et al.* Tooth replacement and reparative dentine formation in the middle Permian bolosaurids of European Russia // Histor. Biol. 2022.

http://doi.org/10.1080/08912963.2022.2067752

Lapteva E.G., Zaretskaya N.E., Lychagina E.L. et al. Holocene vegetation dynamics, river valley evolution and human settlement of the upper Kama valley, Ural region, Russia // Vegetation History and Archaeobotany. 2023. V. 32. P. 361–385.

*Sidorchuk A., Panin A., Borisova O.* Morphology of river channels and surface runoff in the Volga River basin (East European Plain) during the Late Glacial period // Geomorphology. 2009. V. 113. P. 137–157.

Zverkov N.G., Efimov V.M. Revision of Undorosaurus, a mysterious Late Jurassic ichthyosaur of the Boreal Realm // J. Syst. Palaeontol. 2019. V. 17. № 14. P. 1183–1213. http://doi.org/10.1080/14772019.2018.1515793

Zverkov N.G., Prilepskaya N.E. A prevalence of Arthropterygius (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the Late Jurassic – earliest Cretaceous of the Boreal Realm // PeerJ. 2019.  $\mathbb{N}$  7. e6799. http://doi.org/10.7717/peerj.6799

# First Finding of an Ichthyosaur in the Udmurtia (Cis-Ural Region, Russia)

A. S. Bakaev<sup>1, 2, 3, 4</sup>, A. V. Sergeev<sup>3</sup>, N. G. Zverkov<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

<sup>2</sup>Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia

<sup>3</sup>Udmurt State University, Izhevsk, 426034 Russia

<sup>4</sup>Samarkand State University named after Sharaf Rashidov, Samarkand, 140104 Uzbekistan

<sup>5</sup>Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia

A dorsal vertebra of an ichthyosaur is described from the fluvial deposits of the Kama River (Votkinsk District, Udmurt Republic, Russia). This vertebra belonged to a fairly large ichthyosaur about 5–6 m long, apparently one of the largest ichthyosaurs known from European Russia. The find is redeposited, and it is problematic to establish its exact age: most likely, the vertebra was brought by the Kama River from Jurassic–Cretaceous outcrops located upstream.

Keywords: Ichthyosauria, marine reptiles, Jurassic, Cretaceous, Kama River, redeposited remnants Quaternary glaciation

УДК 569.742.4:551.782.13(571.52)

# РКОМЕРНІТІЅ LARTETII GAUDRY, 1861 (CARNIVORA: MEPHITIDAE) ИЗ ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА ТУВЫ (МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ТАРАЛЫК-ЧЕР)

© 2024 г. И. Ф. Арасланов<sup>а, \*</sup>, А. В. Лавров<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

\*e-mail: ilnuraraslanov@gmail.com

Поступила в редакцию 30.06.2023 г. После доработки 10.10.2023 г. Принята к публикации 10.10.2023 г.

Из позднемиоценового (MN 12–13) местонахождения Таралык-Чер в Туве описаны находки Promephitis lartetii Gaudry, 1861 (Mephitidae), представленные двумя неполными деформированными черепами с нижними челюстями, фрагментами верхних и нижних челюстей, изолированными зубами. Исследована изменчивость таксономически важных признаков в строении зубов и черепа P. lartetii. Проведен анализ устойчивости таксономических признаков рода.

*Ключевые слова*: Mephitidae, Carnivora, поздний миоцен, Тува, Евразия, череп, верхние зубы, нижний хищнический зуб

DOI: 10.31857/S0031031X24020118, EDN: FGTVSZ

#### **ВВЕДЕНИЕ**

Современные Mephitidae включают в себя 11 видов в составе четырех родов: Spilogale, Сопераtus, Mephitis, Mydaus. В Азии обитает только род Mydaus. Он обладает рядом плезиоморфных признаков и, видимо, близок к предковым формам семейства (Radinsky, 1973; Finarelli, 2008). Первое появление представителей семейства датировано ранним миоценом (Miomephitis pilgrimi Dehm, 1950; MN 3, Германия). Возможно, что Юго-Восточная Азия является центром происхождения группы (Yonezawa et al., 2007).

Ископаемый род Promephitis известен из позднего миоцена — раннего плиоцена (MN 9–15) Евразии. Первое появление рода фиксируется по находкам P. parvus Wang et Qiu, 2004 (MNU 9–11, MN 9–12, провинция Шаньси, Китай; Wang, Qiu, 2004; Deng et al., 2013), P. pristinidens Petter, 1963 (MN 9–10, Каталония, Испания; Morales et al., 1999), P. lartetii Gaudry, 1861 (MNU 9–10, MN 9–12, Болгария, Греция, Китай, Турция; Gaudryi, 1861; Şenyürek, 1954; Wang, Qiu, 2004; Bonis, 2005; Koufos, 2006; Deng et al., 2013; Geraads, Spassov, 2016). Самым поздним представителем является P. тахіта He et Huang, 1991, известный из раннего плиоцена, русциний, MNU 12–13, MN 14–15 (Wang, Qiu, 2004) местонахождения Дахейшан, провинция Цзянсу, Китай. Promephitis – мелкие хищники размером от горностая (Р. parvus: L1, кондилобазальная длина черепа – 43.7 мм) до харзы (Р. maxima: L1 – 91 мм). В составе рода последнее время принимается семь видов, которые считаются валидными (Geraads, Spassov, 2016). Представители Promephitis являются характерным элементом гиппарионовых фаун Евразии. В туролии (MN 11–13) отмечается увеличение их видового разнообразия (Gaudry, 1861; Алексеев, 1915; Schlosser, 1924; Pilgrim, 1933; Wang, Qiu, 2004).

Традиционно Promephitis рассматривался в составе Mustelidae (Gaudry, 1861, 1862; Ginsburg, 1999). С 1997 г. молекулярными исследованиями обосновано выделение Mephitinae в самостоятельное семейство Mephitidae в надсемействе Musteloidea (Dragoo, Honeycutt, 1997; Flynn et al., 2000; Sato et al., 2009; Law et al., 2018). Это подтверждается значительными отличиями в строении черепа – для всех представителей Мерhitidae, включая Mydaus, характерно наличие надбарабанного синуса (sinus epitympanicus). Полость синуса по размеру близка к полости среднего уха и расположена дорсальнее нее. Они соединяются между собой небольшим отверстием. В настоящее время Promephitis определяется

как базальная группа по отношению к современным Mephitidae (Geraads, Spassov, 2016).

Первая находка Promephitis (P. lartetii Gaudry, 1861) была описана А. Годри из верхнего миоцена (туролий, MN 12) Пикерми в Греции (Gaudry, 1861). В 1902 г. был описан Р. gaudryi Schlosser, 1902 по находке m1 из позднего миоцена MN 10 (Morlo, 1997) Мельхингена, Германия (Schlosser, 1902). Вскоре этот вид был переведен в Trocharion albanense Major, 1903 (= Trocharion gaudryi; см. Robles et al., 2010) (Major, 1903).

В 1915 г. А.К. Алексеевым (1915) был описан Р. maeotica Alexejew, 1915 из мэотиса (MN 12) Новоелизаветовки, Украина. Это самый крупный представитель рода в Европе. В 1930 г. И. Симионеску описал Р. malustenensis (= Р. rumanus; Simionescu, 1930) из позднего русциния MN 15a (Radulescu et al., 2003) Малуштени, Румыния. Несколько позже г. Пилгрим (Pilgrim, 1933) описал самого мелкого представителя рода – Р. majori. В 1939 г. были описаны новые находки Р. maeotica из местонахождения Гребенники, Одесская обл., Украина; ранний туролий, MN 10–11b (Крокос, 1939; Вангенгейм, Тесаков, 2008; Семенов, 2018).

Р. hootoni Şenyürek, 1954 был описан из верхнего миоцена (пикермий, MN 11) местонахождения Кючукйозгат (Кüçükyozgat), Анатолия, Турция (Şenyürek, 1954). М. Шеньюрек полагал близкое родство Р. majori и Р. hootoni (Şenyürek, 1954). Р. pristinidens Petter, 1963 был описан из позднего миоцена (валлезий, MN 10) Виладекавальс, бассейн Вальес-Пенедес, Испания (Petter, 1963).

В Восточной Азии был описан Р. alexejewi Schlosser, 1924 из верхнего миоцена (верхний баоде, MNU 11, MN 13) Эртемте, Внутренняя Монголия, Китай (Schlosser, 1924). В 1967 г. был описан P. brevirostris Meladze, 1967 из позднего туролия MN 13-14 (Alberdi, Gabunia, 1985) Базалети, Грузия (Меладзе, 1967). Самый крупный представитель рода Р. тахіта описан по полному черепу из местонахождения Дахейшан (MNU 13, MN 14–15), провинция Цзянсу. Из позднего миоцена Китая описано еще два вида: Р. parvus Wang et Qiu, 2004 (MNU 9-11, MN 9-13; провинции Ганьсу, Шаньси и Шэньси; Wang, Oiu, 2004; Deng et al., 2013) и P. ginensis Wang et Qiu, 2004 (MNU 9, MN 10, провинция Шаньси; Wang, Qiu, 2004); последний известен только по неполному черепу и фрагменту нижней челюсти.

Первые находки ископаемых Mephitidae в Восточной Сибири были определены из пестроцветных глин верхнего миоцена (MN 12–13) как Promephitis sp. (местонахождение Таралык-Чер, Тува, Россия; Гимранов, Лавров, 2018).

Л. Верделин пересмотрел таксономический статус девяти известных видов Promephitis (Werdelin, 1996). По его мнению, в позднем миоцене Европы валидны только четыре вида: P. pristinidens, P. maeotica, P. lartetii и P. brevirostris. Л. Гинзбург (Ginsburg, 1999) признавал валидность лишь трех видов: P. gaudryi, P. pristinidens и P. lartetii. P. lartetii был признан Верделином старшим синонимом P. majori (включая находки с о. Самос, Греция) и P. maeotica (Новоелизаветовка, Украина; Werdelin, 1996).

В 2016 г. Д. Жераадс и Н. Спасов признали Р. hootoni младшим синонимом Р. lartetii, но сохранили валидность Р. maeotica (Geraads, Spassov, 2016). По их мнению, Promephitis – сестринская группа для Mephitinae, включая Mydaus из Азии и современных и ископаемых Mephitini из Америки. В настоящее время считаются валидными виды: Р. lartetii, Р. maeotica, Р. majori, Р. parvus, P. qinensis и Р. maxima (Geraads, Spassov, 2016; Tesakov et al., 2017).

Основанием для синонимизации Р. hootoni и P. lartetii считалось сходство в строении зубов и черепа: вздутый профиль лобных костей; развитые надглазничные отростки; развитые сосцевидные отростки; высокая горизонтальная ветвь нижней челюсти; редуцированный Р2, сдвинутый к антеролингвальному краю Р3; близкие размеры Р4 и М1; подобие LP4/LM1; широкий Р4 со слабо развитым парастилем; увеличенный парастиль М1; наличие мелкого дистального базального бугорка на с1; наличие мелкого p2 (Şenyürek, 1954; Wang, Qiu, 2004; Geraads, Spassov, 2016).

При описании зубов нами использовалась стандартная терминология названий морфологических структур (Van Valen, 1966; Kay, Hiiemae, 1974; Lange-Badre, 1979; Smith, Smith, 2001). Под стилярной полкой М1 (часть зуба лабиальнее паракона и метакона; рис. 1) мы подразумеваем структуру, традиционно называемую у представителей Promephitis лабиальным цингулюмом М1. Эта структура не имеет окклюзии с поверхностью m1. По строению и своей функции она аналогична стилярной полке Lipotyphla, архаичных Carnivora и Creodonta. Большой передний бугор с четко определяемым положением назван парастилем. Позади него расположен длинный продольный гребень, образующий лабильный край стилярной полки — стилокриста. На ней размещается несколько стилоконов.



Рис. 1. Строение правого М1 Promephitis lartetii Gaudry, 1861, экз. ПИН, № 5126/767, вид с окклюзиальной стороны: Alc – антеролингвальный цингулюм; Hp – гипокон; Mt – метакон; Mtl – метаконуль; Prc – прецингулюм; Pa – паракон; Pal – паралоф; Pas – парастиль; Prpac – препаракриста; Prmc – преметакриста; Prptc – препротокриста; Pt – протокон; Ptmc – постметакриста; Ptpac – постпаракриста; Ptptc – постпротокриста; Stc – стилоконы; Stcr – стилокриста.

Исследование зубов проводилось с использованием микроскопа Leica M165С при увеличении 10-40Х. Измерения проводились электронным штангенциркулем (с точностью 0.01 мм) и механическим угломером (с точностью 1°). Все промеры приведены в мм.

Для сравнительного анализа также были использованы визуализации компьютерной томографии находок Р. lartetii (экз. ПИН, № 5126/767) и Р. maeotica (экз. ПИН, № 355/1519). Сканирование проведено на микрокомпьютерном томографе NEOSCAN 80 с размером вокселя 31 мкм и шагом поворота 0.2°. Визуализация проведена в CTvox v. 3.3.0r1403.

Исследованный материал (экз. ПИН, №№ 5126/304, 464, 767, 793-808) собран в 2007-2008 гг. на местонахождении Таралык-Чер, Тува, верхний миоцен (сборы А.В. Лаврова). Местонахождение Таралык-Чер расположено вблизи г. Кызыл, на левом борту долины р. Малый Енисей. Костеносный слой находится в толще глин и алевритов пролювиального генезиса. Наряду с остатками Promephitis, были найдены остатки млекопитающих Eomellivora ursogulo (Orlov, 1948) (Лавров, Гимранов, 2018), Adcrocuta eximia (Roth et Wagner, 1854), Moschus grandaevus Schlosser, 1924 (Вислобокова, Лавров, 2009), Cleuastochoerus tuvensis (Вислобокова, 2009), Tragoreas sp., Protoryx tuvaensis (Дмитриева, Сердюк, 2011).

Для сравнения был использован черепной материал по Р. maeotica: череп экз. ПИН, № 355/1519, фрагменты нижних челюстей экз. ПИН, №№ 355/17 (с альвеолой m2), 355/1521 (c c1, p3-m2), 355/1522 (c p3-m1), 355/1523 (c cl. p4, m1). Также в работе были использованы экземпляры современных представителей Mephitidae из колл. Зоологического музея Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова: Mephitis mephitis (Schreber, 1776) (экз. №№ S-29153, S-38105, S-53460, S-65664, S-69439, S-95827, S-105140, S-135740, S-182630), M. macroura Lichtenstein, 1832 (экз. № S-93385), Conepatus chinga (Molina, 1782) (экз. №№ S-159363; S-161367, S-161368), Spilogale putorius (Linnaeus, 1758) (экз. №№ S-105438, S-656666).

В работе приняты следующие сокращения: ЗММУ – Зоологический музей Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия; ИЭРиЖ УрО РАН – Ин-т экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург, Россия; ПИН – Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия; АUTH – Ун-т Аристотеля в Салониках, Греция; IVPP – Ин-т палеонтологии и палеоантропологии Академии наук Китая, Пекин, Китай; MNHN – Национальный музей естественной истории, Париж, Франция; NHMW – Венский музей естественной истории, Австрия; UADP – Отделение палеоантропологии, Ун-т Анкары, Турция.

В работе использованы следующие обозначения измерений: АР4-М1 - угол схождения линий лабиальных стенок P4 и M1; dex – правый; sin – левый; Hcor – расстояние от вентрального края углового отростка до дорсального края венечного отростка; Hinf – высота подглазничного отверстия; Hmd – высота нижней челюсти; L – длина; L1 – кондилобазальная длина черепа; L2 – засочленовная длина: Lcinf – длина подглазничногоканала; Lmd-длинанижней челюсти; Lproдлина предглазничного отдела; Ltdm1 – длина талонида m1; mtM1 – метакон M1; paM1 – паракон M1; tnM1 – талон M1; W – ширина; Winf – ширина подглазничного отверстия; Wpa-prp ширинакомплексапаракон-парастильМ1;Wpoширина заглазничного перехвата; Wtdm1 - ширина талонида m1; Wtrgm1 — ширина тригонида  $m1; \mu$  – среднее значение.

## ОТРЯД CARNIVORA

# НАДСЕМЕЙСТВО MUSTELOIDEA FISCHER WALDHEIM, 1817

#### СЕМЕЙСТВО МЕРНІТІДАЕ ВОЛАРАЯТЕ, 1845

#### Род Promephitis Gaudry, 1861

#### Promephitis lartetii Gaudry, 1861

Promephitis lartetii: Gaudry, 1861, с. 46–51, табл. 6, рис. 5–7; Geraads, Spassov, 2016, с. 543–558, рис. 1–3.

Promephitis hootoni: Şenyürek, 1954, с. 279–315, рис. 1–14; Wang, Qiu, 2004, с. 721–731, рис. 1–14, табл. 1–20; Bonis, 2005, с. 567–589, рис. 14, табл. 3.

Голотип — MNHN.F.PIK3019, сильно деформированный череп, сочлененный с неполной нижней челюстью; Греция, местонахождение Пикерми; верхний миоцен (туролий, MN 11–12).



Рис. 2. Promephitis lartetii Gaudry, 1861, экз. ПИН, № 5126/767, деформированный череп с правым С1–М1 и левым Р3–М1 с вентральной стороны; Россия, Тува, Таралык-Чер; верхний миоцен.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024

Описание (рис. 1–5). Оба черепа экз. ПИН, №№ 5126/304, 767 (рис. 2), сильно деформированы дорсо-вентрально. Предчелюстные кости (praemaxillaria) представлены только на экз. ПИН, № 5126/304. Лицевой отдел черепа укороченный; черепная коробка расширена. Основание черепа представлено почти полными правыми слуховыми пузырями (bulla tympani) и чешуйчатой костью (squamosum). Затылочная часть черепа отколота. Реконструируемая длина черепа (табл. 1) примерно равна длине черепа современного S. putorius.

Передний край глазницы находится над передним краем Р4. Сзади она ограничена развитым надглазничным гребнем (crista supraorbitalis). Подглазничное отверстие небольшого размера, эллипсовидной формы. Подглазничный канал короткий. Слезное отверстие круглой формы. Надглазничные отростки хорошо развиты. Сагиттальный гребень не развит. Теменные гребни на экз. ПИН, № 5126/304 срастаются и образуют выступ длиной 7 мм в задней части теменной кости.

Передний край вырезки хоан расположен на линии заднего края М1. Вырезки хоан имеют вид двух полукруглых выемок, идентичных форме таковых у современных М. mephitis и



Рис. 3. Promephitis lartetii Gaudry, 1861, экз. ПИН, № 5126/767, правая ветвь нижней челюсти с с1, p2-m2: *а* – латеральная сторона; *б* – медиальная сторона; *в* – окклюзиальная сторона; Россия, Тува, Таралык-Чер; верхний миоцен.

	P. la	rtetii	P. maeotica
Промеры	ПИН, № 5126/304	ПИН, № 5125/767	ПИН, № 355/1519
Кондилобазальная длина L1	58.00 <sup>1</sup>	_	67.0 <sup>1</sup>
Засочленовная длина L2	—	18.80 <sup>1</sup>	$24.0^{1}$
Степень удлинения засочленовного отдела L2/L1	—	0.35	0.36
Ширина заглазничного перехвата Wpo	17.00 <sup>1</sup>	_	16.50
Длина предглазничного отдела Lpro	—	16.50 <sup>1</sup>	18.00 <sup>1</sup>
Высота подглазничного отверстия Hinf	—	2.60	2.83
Ширина подглазничного отверстия Winf	—	2.26	2.10
Длина подглазничного канала Lcinf	_	1.40	2.67

**Таблица 1.** Промеры черепа Promephitis lartetii Gaudry, 1861 (MNU 10–11, MN 12–13, Таралык-Чер, Тува) и Р. maeotica Alexejew, 1915 (MN 12, Новоелизаветовка, Украина)

Примечание. 1 – реконструируемая величина.



Рис. 4. Лабиальный цингулид талонида m1 Promephitis: a,  $\delta$  – P. lartetii Gaudry, 1861, экз. ПИН, № 5126/793; Россия, Тува, Таралык-Чер; верхний миоцен; e, e – P. maeotica Alexejew, 1915, экз. ПИН, № 355/1521; Украина, Новоелизаветовка; верхний миоцен.

S. putorius. Засочленовные отростки (proc. retroarticularis) сильно развиты. Засочленовное отверстие (for. retroarticularis) располагается спереди от отверстия наружного слухового прохода.

Сосцевидные отростки сильно развиты. Их вершины слегка приостренные, направлены антеролатерально. Вентральная поверхность сосцевидного отростка вплоть до яремного отростка образует позади слухового пузыря широкую плоскую площадку, характерную для всех Меphitidae. Яремный отросток имеет относительно широкую заднюю площадку. Латеральный край этой площадки слегка отклонен назад.



Рис. 5. Promephitis lartetii, верхний зубной ряд с окклюзиальной стороны: a — визуализация компьютерной томографии экз. ПИН, № 5126/767, dex.;  $\delta$  — IVPP V13310, dex. (Wang, Qiu, 2004, рис. 1). Длина масштабной линейки 10 мм.

Шилососцевидное отверстие (for. stylomastoideus) открывается на вентральной поверхности слухового пузыря между медиальным концом костной трубки наружного слухового прохода и яремным отростком. Заднее рваное отверстие (fiss. tympanooccipitalis) небольшого размера. Оно отделено от подъязычного отверстия (for. hypoglossum) низкой перегородкой, частично погружено с ним в общий синус. Среднее рваное отверстие (for. lacerum medium) лежит посередине медиальной стенки слухового пузыря. Оно слегка удлинено продольно. Овальное отверстие (for. ovale) маленького размера.

Слуховой пузырь уплощенный, как у современного С. chinga. Костная трубка наружного слухового прохода относительно длинная. Ее ось составляет с сагиттальной плоскостью угол примерно 45°. Надпроходный гребень (crista suprameatalis) хорошо развит. Он срастается с верхним краем трубки наружного слухового прохода.

Верхние резцы у изученных образцов довольно сильно стерты. Коронка I3 экз. ПИН, № 5126/304 округлая в сечении. Диастема между I3-С1 узкая (экз. ПИН, №№ 5126/304, 767, 803). С1 длинный и массивный (табл. 2). Он уплощен с боков, слегка изогнут назад. С1 имеет хорошо выраженные передний и задний режущие гребни. Лингвальная поверхность слегка уплощенная. На клыке присутствует небольшой задний базальный бугорок. Лингвальный цингулюм С1 хорошо развит. Он имеет небольшой передний бугорок и несколько миниатюрных бугорков, расположенных позади первого. Р2 очень мелкий, однокорневой. Он сильно смещен лингвально и плотно примыкает к дистолингвальному краю С1. Р2 не препятствует контакту С1 и Р3, таким образом, диастема между С1 и Р3 отсутствует. Р3 относительно большой: его длина равна половине Р4. Р2 и Р3 слабо расширены дистолингвально. Передний и задний базальные бугорки Р3 слабо развиты.

Верхний хищнический зуб (P4) относительно широкий (WP4/LP4 – 0.74-0.80; n = 4; табл. 2; рис. 6). Р4 слегка длиннее M1 (LP4/LM1 – 1.03-1.13; n = 3). Главный бугорок Р4 высокий. Его вершина слегка наклонена назад. Прецингулюм

**Таблица 2.** Промеры верхнего зубного ряда Promephitis lartetii Gaudry, 1861 (MNU 10–11, MN 12–13, Таралык-Чер, Тува) и Р. maeotica Alexejew, 1915 (MN 12, Новоелизаветовка, Украина).

			P. lartetii			P. maeotica
Промеры, мм	ПИН, № 5125/767	ПИН, № 5126/304, dex	ПИН, № 5126/304, sin	ПИН, № 5126/804	ПИН, № 5126/805	ПИН, № 355/1519
LC1-M1	16.90	17.02	_	_	_	21.10
LC1	4.06	3.36	_	_	_	4.50
WC1	2.60	2.44	_	_	_	3.10
HC1	6.50 <sup>1</sup>	8.60	_	_		
LP2-M1	14.00	13.16	_	_		18.00
LP2-P4	8.60	8.50	—	_		11.4
LP2	0.70	_	_	_		
WP2	0.50		_			
LP3	3.00	2.70	_			
WP3	1.72	1.50		_		
HP3	3.00	3.14	_	_		
LP4-M1	9.70	9.71	_	_		12.94
LP4	5.56	5.331	5.85		5.41	6.86
WP4	4.23	4.27	4.30		4.06	5.91
HP4	4.32	_	4.30	_	4.53	4.78
LM1	4.90	5.10	_	4.97	5.25	6.19
WM1	6.60	7.40	_	6.80	7.52	8.96
Wpa-prp	2.35	2.66	2.64	2.60	2.50	3.07
LpaM1	2.42	2.61	_	2.14	2.32	2.96
LmtM1	2.14	2.27	_	1.68	2.30	2.52
WtnM1	4.18	4.50	_	3.60	4.50	5.21
AP4-M1	145	145			145	138

Примечание. <sup>1</sup> – реконструируемая величина; L – длина; W – ширина; Wpa–prp – ширина комплекса паракон–парастиль M1; LpaM1 – длина паракона M1; LmtM1 – длина метакона M1; WtnM1 – ширина талона M1; AP4–M1 – угол соприкосновения лабиальных стенок P4 и M1.

(спереди паракона) низкий. Длина метастиля составляет менее половины длины зуба. Хишническая вырезка отсутствует. Бугорок протокона сильно редуцирован. Его передний край расположен слегка мезиальнее переднего края паракона. На передней стороне коронки находится неглубокая выемка для плотно примыкающего заднего края Р3. Ширина выступа гипокона Р4 составляет примерно половину ширины зуба. Бугорок гипокона невысокий: он почти вдвое ниже паракона Р4. Гипокон слегка вытянут мезиодистально. Спереди от него расположен маленький добавочный бугорок. Между гипоконом и параконом находится небольшой бассейн, окклюдирующий с параконидом m1. Лабиальные стенки Р4 и М1 в окклюзиальной плоскости образуют угол около  $145^{\circ}$  (n = 2).

М1 занимает почти 40% длины щечного зубного ряда (LM1/LP2-M - 0.35-0.39). Он широкий, его индекс массивности (WM1/LM1) варьирует в пределах 0.69-0.74 (n = 4; рис. 7). Антеролингвальный цингулюм развит умеренно (экз. ПИН, № 5126/767, рис. 1), либо слегка редуцирован (экз. ПИН, №№ 5126/304, 804, 805). Лабиальный цингулюм развит хорошо. Задняя часть стилокристы слабо развита. Парастиль расширен в антеролабиальном направлении. Он слегка смещен вперед относительно паракона. Бассейн стилярной полки широкий. Метакон М1 короткий. Он слегка короче паракона, либо равен ему по длине (LmtM1/LpaM1 – 0.79–0.99; n = 4). Препаракриста низкая, но выражена хорошо. Она спускается к переднему краю зуба.



**Рис. 6.** Двухмерная диаграмма соотношения размеров P4 (W/L) Promephitis. Характер полей значений P. lartetii из Китая и P. parvus определяется интервалами промеров по: Wang, Qiu, 2004.

Передняя стенка бассейна тригона у экз. ПИН, №№ 5126/767, 807 образована паралофом. На экз. ПИН, №№ 5126/3046, 805 паралоф отсутствует. Постпротокриста не достигает метаконуля. На всех четырех исследованных образцах присутствует рудиментарный метаконуль, изолированный от постпротокристы (рис. 1). Гипокон представлен гребнем со слабо развитой вершиной. Выступ гипокона слегка расширен антеролингвально. Бассейн гипокона глубокий и широкий.

Степень изгиба вентрального края нижней челюсти сильно изменчива. У экз. ПИН, № 5126/795 изгиб выражен наиболее сильно. Переднее подбородочное отверстие расположено под задним краем альвеолы с1, заднее подбородочное отверстие находится под серединой р4 или его дистальной частью. Между ними имеются одно (экз. ПИН, № 5126/797) или два (экз. ПИН, №№ 5126/794, 795, 798) промежуточных отверстия. На экз. ПИН, № 5126/796 переднее и промежуточное подбородочные отверстия находятся в единой ямке.

Венечный отросток высокий. Передний край венечного отростка образует с линией щечного зубного ряда угол 60°-70° (рис. 3). Сочленовный отросток лежит на линии альвеол нижнего зубного ряда p2-m2. Массетерная ямка глубокая, треугольной формы. Нижнечелюстное отверстие находится несколько ниже линии p3-m2.

Ряд нижних резцов расположен компактно: альвеола i2 смещена назад относительно альвеол



**Рис.** 7. Двухмерная диаграмма соотношения размеров M1 (W/L) Promephitis. Характер полей значений P. lartetii из Китая и P. parvus определяется интервалами промеров по: Wang, Qiu, 2004.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024

i1 и i3. Апикальная часть коронок резцов стерта. В строении резцов i1, i3 (экз. ПИН, № 5126/796) хорошо выражены мезоконид и дистоконид, а также лингвальный цингулид.

Нижний клык слабо изогнут, слегка уплощен лабиолингвально (Wc1/Lc1 – 0.70-0.78; n = 7). Задний край несет приостренный режущий гребень, у его основания находится мелкий добавочный бугорок. Лингвальный цингулид c1 хорошо развит. Буккальный цингулид выражен слабо, на нем расположено несколько мелких бугорков (до пяти).

Ряд премоляров p2—p4 сильно укорочен. Вершина p2 сильно смещена вперед. Премоляр p3 двухкорневой, он слегка короче p4. Премоляры одновершинные. Передний и задний добавочные бугорки на p3—p4 сильно развиты. Дистальная часть лингвального цингулюма на p3—p4 сильно расширена лингвально. Длина m1 составляет около половины длины ряда щечных зубов (Lm1/ Lp2—m2). Массивность m1 (Wm1/Lm1) варьирует в диапазоне 0.37—0.45 (n = 8; табл. 3).

Вершина параконида m1 находится на линии переднего края зуба. Хищническая вырезка хорошо выражена. Метаконид почти равен по высоте паракониду. Метаконид сближен с протоконидом, заметно ниже его. Талонид равен по ширине тригониду, либо слегка шире его. Гипоконид и энтоконид выражены в виде длинных приостренных гребней. Гипоконид слегка выше энтоконида. В передней части энтокристида расположены два (экз. ПИН, №№ 5126/304, 767, 793, 798) или три (экз. ПИН, №№ 5126/793, 796, 797) небольших добавочных бугорка. На экз. ПИН, № 5126/304 имеется очень мелкий лабиальный цингулид талонида с несколькими небольшими бугорками, расположенными в ряд (рис. 4). Эта структура окклюдирует с постпаракристой М1 (имеются следы стирания бугорков цингулида). Единый посткристид формирует заднюю стенку талонидного бассейна m1.

Последний нижний моляр округлой формы, небольшой, однокорневой, слегка удлинен продольно. Он расположен вблизи основания переднего края венечного отростка нижней челюсти. Его коронка сильно уплощена. По периметру зуба выражен невысокий гребень, окружающий неглубокий центральный бассейн. Протоконид и метаконид мелкие, они заметны только на нестертых образцах. Протоконид и метаконид имеют вид пологих низких гребней со слабо выраженными вершинами. Гребень протоконида m2 лежит на одной линии с гребнем гипоконида m1. Они образуют функционально единый режущий гребень, окклюдирующий с бассейном тригона M1.

Размеры в мм. Размеры изолированных зубов: экз. ПИН, № 5126/799: Lp3 – 2.67, Wp3 -1.55: экз. ПИН. № 5126/800: Lp3 – 2.50. Wp3 – 1.43; экз. ПИН, № 5126/801: Lp3 – 2.67, Wp3 – 2; экз. ПИН, № 5126/802: Lm2 – 2.93, Wm2 – 2.64; экз. ПИН, № 5126/803: L диастемы – 1.54, LC1 – 4, WC1 – 2,80, HC1 – 6.60; экз. ПИН, № 5126/804: LM1 – 4.97, WM1 – 6.80, WPa-Prp – 2.50, LpaM1 – 2.32, LmtM1 – 2.30, WtnM1 – 4.50; экз. ПИН, № 5126/805: LM1 – 5.25, WM1 – 7.52, WPa-Prp - 2.60, LpaM1 - 2.14, LmtM1 - 1.68, WtnM1 – 3.60; экз. ПИН, № 5126/806: LC1 3.63 мм, WC1 — 2.26; экз. ПИН, № 5126/807: LC1 – 3.40. WC1 – 2.15: экз. ПИН. № 5126/808: Lc1 - 3.07, Wc1 - 2.40. Остальные размеры в табл. 1-3.

Сравнение и замечания. Ряд рассматриваемых ниже признаков проявляет определенную степень изменчивости, которую мы интерпретируем как внутривидовую. Череп Р. lartetii из Таралык-Чер экз. ПИН, № 5126/304 на 10% меньше, чем у экземпляров, описанных из Китая (табл. 1; Wang, Oiu, 2004). Небольшие различия в размерах между представителями P. lartetii из местонахождений Китая (L1 – 60.20-64.50) и Тувы (Россия; L1 – 58) интерпретированы как межпопуляционная (внутривидовая) изменчивость. Сагиттальный гребень P. lartetii из Таралык-Чер не развит, что соответствует состоянию признака у некоторых P. lartetii из Китая (P. hootoni по: Wang, Qiu, 2004). Заглазничный перехват у описываемых P. lartetii (Wpo/L1 - 0.29; n = 1) слегка шире, чем у P. lartetii из Китая (Wpo/L1-0.24-0.27; n=7). Этот признак является весьма изменчивым для многих Carnivora. Степень развития сосцевидного отростка также изменчива. У Р. lartetti известны экземпляры со слабо развитым отростком (Koufos, 2011, рис. 17, b). Сильно развитый отросток имеется у образцов из Европы и Азии (экз. ПИН, № 5126/767; Wang, Qiu, 2004, рис. 1, B–C; Koufos, 2006, табл. 2, рис. 5).

У Р. lartetii наблюдается большая изменчивость в массивности C1: верхний клык у находок из Таралык-Чер менее массивен (WC1/LC1 – 0.62-0.72; n = 5) по сравнению с ранее описанным материалом (WC1/LC1 – 0.78-0.86; n = 3; Şenyürek, 1954; Koufos, 2006).

Парастиль М1 у находок из Таралык-Чер развит слабее, чем у Р. lartetii из Китая (Wang, Qiu, 2004) и Греции (Koufos, 2011, рис. 17, b), но сопоставим с таким из Болгарии (Geraads, Spassov,

-X5	
a Al	
otica	
naec	
P. n	
ц) И	
Ly <sub>B</sub>	
, cp	
Ч->	
JIBIE	
apa	
3, T	
2 - 1	
Z	
Σ,	
-11	
J 10	
INI	
$\frac{1}{N}$	
186	
dry,	
Jau	
ŝtii (	
larte	
itis	
eph	
rom	
a P	
цяq	
οιο	на)
убн	раи
И 3.	, YK
сти	BKa
елно	ето
ЙЧ	I3ab
жне	ели
НΗ	OBC
epы	2, H
MOC	Z
Π.	<u>N</u>
ua 3	915
бли	w, 1
Ta	eje

I					P. lartetii						P. mae	eotica	
Промеры, мм	№ 2156/304 ЦИН,	л₀ 2150/464 ПИН,	<i>L9L/</i> 9715 № 'НИЦ	€6L/9215 ъN ́НИЦ	л₀ 2126//94 ИИЦ	л₅ 2150//92 1004, ИИП	96L/9212 ₅N ́НИЦ	л₀ 2150//97 1971 1971	№ 2150//98 ЧИЦ	∠1/sse ⊽N 'НИЦ	1751/55£ ⊽N `НИЦ	л® 322/225 НИЦ	ег51/55е № ́НИЦ
Lmd	I	I	35.701	I	$36.80^{1}$	$30.10^{1}$	I	$34.00^{1}$	$34.00^{1}$	I	I	$38.40^{1}$	38.40
Hmd	6.25	5.58	6.10	5.56	$6.50^{1}$	5.05	6.23	5.74	5.70	Ι	7.57	6.31	7.30
Hcor	I	I	I	I	Ι	14.90	I	17.00	Ι	18.50	Ι	I	Ι
Acor	I	I	67.00	I	I	70.00	I	66.00	60.00	57.00	50.00	56.00	57.00
Li1-m2	I	I	I	I	I	I	I	$22.00^{1}$	$21.10^{1}$	$21.10^{1}$	26.20	24.13	$21.30^{1}$
Lc1-m2	I		20.60	I	I	18.90	I	21.00	I	I	26.00	$25.20^{1}$	22.75
Hmd/ Lc1-m2	I	I	0.30	Ι	Ι	0.27	I	0.27	Ι	Ι	0.29	$0.25^{1}$	0.32
Lc1	I	I	3.45	I	3.60	3.15	3.83	3.55	3.75	I	4.60	I	$4.00^{1}$
Wc1	I		2.50	I	2.60	2.20	2.95	2.75	2.68	I	3.46	I	2.53
Hc1	I	I	6.62	I	I	5.20	6.00	6.00	I	I	7.60	I	Ι
Lp2-m2	I	I	15.40	Ι	Ι	15.10	I	15.85	16.60	Ι	20.50	19.60	18.60
Lp2-p4	I	I	6.00	Ι	7.15	5.83	6.03	5.25	6.25	Ι	7.40	7.40	6.27
Lm1-m2	10.80	I	10.00	I	Ι	9.55	I	10.20	10.40	Ι	13.20	12.30	11.90
Lm1	8.12	7.90	8.20	8.10	Ι	7.40	8.27	7.95	8.26	Ι	10.50	8.80	9.50
Wm1	3.04	3.16	3.63	3.49	Ι	3.10	3.34	3.54	3.30	I	4.67	4.00	4.12
Hm1	4.40	3.50	4.10	3.85	Ι	3.71	4.50	4.43	4.95	4.95	10.50	5.60	Ι
Wtrgm1	3.05	3.13	3.10	3.15	Ι	2.70	3.50	3.58	3.27	I	4.50	3.80	3.09
Ltdm1	3.32	3.40	3.90	3.65	Ι	3.07	3.64	3.47	3.46	Ι	3.50	3.38	4.05
Wtdm1	3.07	3.06	3.50	3.26	Ι	2.95	3.40	3.46	3.20	I	4.95	4.11	4.17
Lm2	2.87		2.60	I	2.60	2.30	I	2.77	2.60	I	3.50	I	I
Wm2	2.30	I	2.60	I	2.30	2.24	I	2.48	2.40	I	3.50	I	Ι
Примечание. <sup>1</sup> – рек Нтd – высота нижн венечного отростка и	онструируем ей челюсти алинией щеч	ая величина; под середино ного ряда зу	(L – длина; <sup>1</sup> й m1; Нсог бов; Wtrgm1	<ul> <li>W – ширина</li> <li>– расстояния</li> <li>– ширина тр</li> </ul>	; Н – высота в от нижнего игонида m1;	; Lmd – длин края угловс Ltdml – дли	на от передне эго отростка ина талонида	ро края аль до верхнего m1; Wtdm1	еолы і1 до за края венечно – ширина тал	днего края с эго отростка юнида m1.	уставного от ; Асог – угол	ростка нижн 1 между пере	ей челюсти; дним краем

АРАСЛАНОВ, ЛАВРОВ

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024

2016, рис. 3, D1). Антеролингвальный цингулюм M1 на экз. ПИН, № 5126/767 (рис. 1, 5), UADP Ку. Р. 1 выражен сильнее по сравнению с M1 у находок из Китая и экз. ПИН, №№ 5126/304, 804, 805. На M1 у большинства известных находок Р. lartetii, включая материал из Тувы, развит паралоф, за исключением двух образцов ПИН, №№ 5126/3046, 805.

Степень массивности нижней челюсти Р. lartetii из Таралык-Чер (Hmd/Lc1-m2 – 0.26-0.30; n = 3) близка к находкам вида из Китая (Hmd/Lc1-m2 - 0.29-0.30; n = 2; Wang, Qiu,2004) и Греции (Hmd/Lc1-m2 - 0.30; n = 1; Koufos, 2006), но ниже, чем у экземпляра из Турции (Hmd/Lc1-m2 – 0.35; n = 1; Bonis, 2005, рис. 14). Число подбородочных отверстий варьирует от двух до четырех (подобно экз. Р. lartetii из Китая; Wang, Qiu, 2004, рис. 2, С). У экземпляра из Аккашлаги отмечено одно подбородочное отверстие (Bonis, 2005). В пропорциях m1 также установлена значительная вариабельность: у экземпляров из Таралык-Чер (Wm1/Lm1 - 0.37-0.45; n = 8) значение индекса отличается от такового у находок из Турции (Wm1/Lm1 – 0.46–0.49; n = 2; Senvürek, 1954; Bonis, 2005) и Греции (Wm1/Lm1-0.45-0.51; n = 2; Koufos, 2006) на 10-20 %. Относительная длина талонида (Ltdm1/Lm1) у P. lartetii из Таралык-Чер варьирует от 0.39 до 0.48. Она подобна таковой у находок P. lartetii из Турции (0.42–0.43; n = 2; Şenyürek, 1954; Bonis, 2005) и Греции (0.39–0.41; n = 3; Koufos, 2006). Число добавочных бугорков гребня энтоконулида на m1 варьирует от двух до трех (Wang, Qiu, 2004; Bonis, 2005). На талониде m1 P. lartetii из Таралык-Чер имеется выраженный лабиальный цингулид только у одного экземпляра из восьми (экз. ПИН, № 5126/793, рис. 4). При этом данный цингулид присутствует на m1 экз. UADP Ку Р. № 1 (Şenyürek, 1954, рис. 11).

Следует особо отметить группу признаков, имеющих минимальную изменчивость у P. lartetii. Форму и положение вырезки хоан мы рассматриваем как стабильный признак у ряда видов Promephitis. У современных Mephitinae форма вырезки хоан также является устойчивым родовым признаком. Подглазничный канал относительно короткий, как и у большинства представителей семейства. У находок Р. lartetii из Тувы, Греции и Китая наблюдается продольно удлиненный клык (LC1/LC1–M2 > 0.2; Wang, Qiu, 2004, рис. 1, 2). Пропорции и размеры Р4 у Р. lartetii стабильны у всех представителей. Р4 у Р. lartetii из Таралык-Чер близок по величине (LP4/LM1 = 1.03-1.13; n = 3) с Р. lartetii из Болгарии (0.92-1.01; n = 2; Geraads, Spassov, 2016),

Греции (1.06–1.08; n = 2; Koufos, 2006), Китая (1.14; n = 1; Schlosser, 1924) и Турции (1.07; n = 1; Şenyürek, 1954). Строение нижней челюсти характеризуется следующими признаками: венечный отросток ориентирован почти вертикально; угловой отросток слабо развит, не доходит до заднего края суставного отростка; суставной отросток находится на одной линии с линией альвеол нижнего зубного ряда.

Необходимо отметить группу признаков Р. lartetii, определяющих своеобразие его специализации по сравнению с другими видами рода.

Наименьшие различия наблюдаются в черепной морфологии Р. lartetii и Р. majori. Р. lartetii отличается отсутствием выраженной диастемы C1–P3; слабо выраженным вздутием стилокристы М1 позади парастиля; суставным отростком, расположенным на уровне линии нижнего зубного ряда.

Р. lartetii по сравнению с Р. maeotica имеет слабо развитый прецингулюм Р4; короткий выступ протокона; продольно укороченнный гипокон Р4. Р. lartetii отличается вертикально ориентированным передним краем венечного отростка нижней челюсти; низким положением суставного отростка — на линии нижнего зубного ряда.

Р. lartetii отличается от Р. maxima коротким выступом гипокона Р4, относительно низкой ветвью нижней челюсти, положением суставного отростка на линии нижнего зубного ряда, малым углом наклона переднего края венечного отростка нижней челюсти.

Р. lartetii в строении нижней челюсти отличается от Р. alexejewi меньшими ее размерами, малым углом наклона переднего края венечного отростка нижней челюсти. Индекс LP4/LM1 у Р. alexejewi из Эртемте больше (LP4/LM1 – 1.31; Schlosser, 1924), чем таковой у Р. lartetii (LP4/LM1 – 0.92–1.14; n = 8).

Р. lartetii отличается от Р. pristinidens в строении М1 коротким метаконом, сильно расширенным назад гипоконом М1, слабо развитым парастилем.

Р. lartetii отличается от Р. qinensis менее развитым прецингулюмом Р4 и более широким выступом гипокона (WP4/LP4 – 0.68; Wang, Qiu, 2004), наличием заднего расширения гипокона M1. В строении нижней челюсти Р. lartetii наблюдаются следующие отличия: вентральный край нижней челюсти имеет изгиб за m2, передний край венечного отростка нижней челюсти ориентирован почти вертикально. Угловой отросток нижней челюсти не достигает уровня заднего края суставного отростка, суставной отросток нижней челюсти находится на линии нижнего зубного ряда.

Наиболее значимыми отличиями P. lartetii от P. parvus являются: отсутствие диастемы C1–P3; широкий P4 с длинным выступом гипокона; вырезка хоан в форме двух сдвоенных узких полукруглых арок (Wang, Qiu, 2004, рис. 1, G); удлиненная костная трубка наружного слухового прохода; уплощенные барабанные пузыри; низкий p4; вершина параконида m1 не отклонена вперед от переднего края основания зуба.

Материал. Из верхнего миоцена (NMU 10-11; MN 12-13) местонахождения Таралык-Чер 19 экз., в т.ч. два деформированных черепа [экз. ПИН, № 5126/767, деформированный череп (с С1, Р2–М1, dex.) с фрагментом правой нижнечелюстной кости (с с1-т2): экз. ПИН. № 5126/304, деформированный череп (с I1-М1, dext, I1-I2, C1, P4, M1, sin) с фрагментом левой нижнечелюстной кости (с с1, p2-p3)], сочлененные фрагменты верхнечелюстной и предчелюстной костей с I2–C1. dex. (экз. ПИН. № 5126/802): фрагмент верхнечелюстной кости с Р4, М1 (экз. ПИН, № 5126/805); фрагменты нижних челюстей (экз. ПИН, №№ 5126/464, 793, 794, 795, /796, 797); изолированные зубы: M1 (экз. ПИН, № 5126/804). с1 (экз. ПИН. №№ 5126/806. 807. 808), р3 (экз. ПИН, №№ 5126/798, 799, 800).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Promephitis отличается от современных скунсовых (Mephitinae sensu Geraads et Spassov, 2016) укороченными лицевым отделом и щечными зубными рядами; низким и плоским выступом протокона Р4, который расширен вперед; рудиментарным протоконом Р4; слабо развитым гипоконом; слезными отверстиями круглой формы. Для Promephitis характерно срастание дорсальной стенки костной трубки слухового прохода с надпроходным гребнем (Wang, Qiu, 2004, рис. 1). Засочленовное отверстие (for. retroarticularis), место выхода эмиссарной вены (v. emissarica), у Promephitis расположено под надпроходным гребнем в небольшом углублении, непосредственно спереди костной трубки наружного слухового прохода, в отличие от Меphitinae (засочленовное отверстие расположено над наружным отверстием слухового прохода). При этом, такое положение типично для ряда Mustelidae (Pocock, 1921).

В пределах рода Promephitis морфологические особенности видов определяются рядом признаков. Степень вздутия слуховых пузырей у Р. lartetii заметно меньше, чем у Р. parvus и Р. majori. Она примерно соответствует таковой у Р. maeotica и Р. maxima.

Для большинства Promephitis характерно приблизительно равное соотношение длин Р4 и M1: так, у Р. lartetii значение индекса LP4/LM1 варьирует в диапазоне 0.92-1.14 (n = 7; Senyürek, 1954; Koufos, 2006; Geraads, Spassov, 2016); y P. maeotica -1-1.15 (n = 3; Крокос, 1939); у Р. majori -0.97-1 (n = 2; Pilgrim, 1933; Geraads, Spassov, 2016); y P. qinensis – 1.05 (Wang, Qiu, 2004); P. pristinidens – 1.11 (Petter, 1963). Соотношение длин Р4 и М1 у Р. parvus предположительно равно (Wang, Qiu, 2004; рис. 1, G, табл. 2). По этому индексу P. alexејеwi существенно отличается от остальных видов: длина Р4 превышает М1 в 1.31 раза. Этот факт вызывает сомнения, так как описанные зубы могут не принадлежать одной особи (Schlosser, 1924).

Диагностичным признаком морфологии представителей Promephitis является относительная ширина P4 (WP4/LP4). Широкий P4 характерен для P. lartetii – 0.74-0.84 (n = 8), P. maeotica – 0.75-0.86 (n = 3; Крокос, 1939), P. majori – 0.70-0.76 (n = 2; Pilgrim, 1933; Geraads, Spassov, 2016), P. maxima – 0.85 (n = 1; He, Huang, 1991). У P. parvus (Wang, Qiu, 2004) и P. pristinidens (WP4/LP4 – 0.66; n = 1; Petter, 1963) наблюдается низкий индекс ширины P4.

М1 у Р. lartetii менее массивен (LM1/WM1 – 0.69–0.80; n = 8; Şenyürek, 1954), чем у Р. maxima (LM1/WM1 – 0.85; He, Huang, 1991) и Р. pristinidens (LM1/WM1 – 0.86; Petter, 1963), но сопоставим по массивности с Р. maeotica (LM1/WM1 – 0.69–0.75; n = 3; Крокос, 1939), Р. majori (LM1/WM1 – 0.72–0.80; n = 2; Pilgrim, 1933; Geraads, Spassov, 2016) и Р. qinensis (LM1/WM1 – 0.80; Wang, Qiu, 2004). Отсутствие параконуля характерно для всех представителей рода. У Р. lartetii из Тувы и Китая и Р. maeotica есть рудиментарный метаконуль. Этот элемент М1 ранее не был отмечен для представителей рода. Следует особо отметить, что метаконуль отсутствует у современных Mephitidae.

В строении нижней челюсти наиболее значимым отличием является степень наклона переднего края венечного отростка нижней челюсти. Этим P. lartetii, P. majori и P. maxima отличаются от P. qinensis, P. maeotica и P. alexejewi. У P. lartetii угол между передним краем венечного отростка и линией альвеол зубного ряда p2—m2 составляет  $60^{\circ}-75^{\circ}$  (n = 7;  $\mu$  – 66.85°; Wang, Qiu, 2004, рис. 2, C; Bonis, 2005, рис. 14; Koufos, 2006, рис. 1а), у P. majori – 70° (n = 1; Pilgrim, 1933, рис. 6), а у

P. qinensis  $-50^{\circ}$  (n = 1; Wang, Qiu, 2004, рис. 2, F), v P. maeotica  $-50^{\circ}-60^{\circ}$  (n = 5:  $\mu$  - 55.8: Kpokoc. 1939, рис. 6), у P. alexejewi  $-55^{\circ}$  (n = 1; Schlosser, 1924, табл. І, фиг. 32). У Р. тахіта венечный отросток ориентирован субвертикально (Acor – 83°, n = 1; He, Huang, 1991). Вертикальное положение переднего края венечного отростка отражает дорсо-вентральное направление движения зубов нижней челюсти относительно верхнего зубного ряда. Это было установлено методом трасологического анализа для Carnivora с растительноядной специализацией на примере Ursidae (Pinto-Llona, 2013). Положение суставного отростка нижней челюсти относительно альвеол нижнего ряда щечных зубов проявляет определенную специфичность: у P. lartetii он находится на одной линии; у Р. maeotica, Р. majori и Р. maxima – выше линии; у Р. ginensis – ниже линии.

Некоторые черепные признаки Promephitis подвержены сильной изменчивости. Диапазон индекса массивности C1 у P. lartetii (WC1/LC1 – 0.62 - 0.86; n = 8) перекрывает значения этого показателя у других видов: Р. majori (WC1/LC1 – 0,69-0,77; n = 2) и P. maeotica (WC1/LC1 - 0.68-0.82; n = 4; Крокос, 1939). Однако этот признак обладает низкой таксономической значимостью, т.к. промеры клыков могут отражать половую принадлежность. Установлена существенная изменчивость в степени развития парастиля и прецингулюма M1 у P. lartetii. Использование этих признаков в видовой диагностике нерелевантно, в связи с расширением представлений об их изменчивости у P. parvus (Wang, Qiu, 2004) и P. lartetii.

Степень изгиба вентрального края нижней челюсти представителей Promephitis сильно изменчива. Так, среди P. lartetii и P. maeotica есть нижние челюсти как со слабо развитым изгибом, подобными таковому у P. majori, так и сильно развитым, как у P. parvus. Наименьший изгиб нижней челюсти отмечается у P. qinensis — вентральный край почти прямой. У представителей Mephitis этот признак сильно изменчив: четыре из восьми исследованных образцов имели выраженный изогнутый край.

Заметная изменчивость также отмечается для массивности горизонтальной ветви нижней челюсти (Hmd/Lc1-m2) внутри рода: P. lartetii – 0.26-0.35 (n = 7); P. maeotica – 0.21-0.34 (n = 5; Крокос, 1939); P. qinensis – 0.28 (Wang, Qiu, 2004); P. majori, P. maxima – 0.35 (Pilgrim, 1933; He, Huang, 1991).

Значение пропорций m1 (Wm1/Lm1) для видовой диагностики у Promephitis использовалось для P. alexejewi, P. hootoni и P. maeotica. Однако результаты промеров указывают на широкий диапазон значений этого индекса (трансгрессия морфометрического признака) для большинства вилов и делают его неприемлемым для сравнения. Для m1 P. lartetii был установлен широкий диапазон изменчивости (Wm1/Lm1 – 0.37–0.51; n = 12). Установлено подобие значений таковым у Р. cf. alexejewi из Юйше, Китай (Wm1/ Lm1 - 0.38; n = 1; Teilhard de Chardin, Leroy, 1945), P. alexejewi (Wm1/Lm1 - 0.40-0.45; n = 4; Schlosser, 1924; Teilhard de Chardin, Leroy, 1945; Montoya et al., 2011), P. maeotica (Wm1/Lm1 – 0,40-0.46; n = 8; Крокос, 1939; Zdansky, 1937), P. majori (Wm1/Lm1 - 0,42-0.44; n = 2; Pilgrim, 1933; Geraads, Spassov, 2016).

На m1 у P. maeotica (экз. ПИН, № № 355/1521, 1522, 1523) наблюдается лабиальный цингулид талонида. Эта структура является таксономически значимой для вида – встречена у всех исследованных образцов (n = 3). Лабиальный цингулид талонида не обнаружен на m1 у других видов (Алексеев, 1915; Wang, Qiu, 2004). При этом он был обнаружен на нескольких m1 P. lartetii (экз. ПИН, № 5126/793, рис. 4; UADP Ky. P. 1).

В связи с расширением представлений об изменчивости черепных признаков у Promephitis возникает вопрос о таксономическом статусе некоторых находок. Так, у находки P. cf. maeotica из провинции Баоде, Китай (неполный череп без лицевого отдела и верхнего зубного ряда, нижняя челюсть; Zdansky, 1937) положение переднего края венечного отростка нижней челюсти относительно линии зубного ряда приблизительно равно 50°, что типично для Р. maeotica ( $50^{\circ}-57^{\circ}$ , n = 5; µ – 55.5°; Крокос, 1939). Для Р. lartetii этот показатель составляет  $60^{\circ}-75^{\circ}$  (n = 7;  $\mu - 66.85^{\circ}$ ; Wang, Qiu, 2004, рис. 2, С; Bonis, 2005, рис. 14; Koufos, 2006, рис. 1а). Поэтому определение находки (Wang, Qiu, 2004) Р. cf. maeotica как P. hootoni (младший синоним P. lartetii) является неверным. Правильнее рассматривать эту находку как P. maeotica.

Исследование изменчивости пропорций Р4– М1 и элементов нижней челюсти ставит под сомнение самостоятельность Р. alexejewi. Это было также отмечено рядом исследователей (Wang, Qiu, 2004; Geraads, Spassov, 2016). Определение находки Р4–М1 из Эртемте как Р. alexejewi (Schlosser, 1924) вызвало дискуссию (Wang, Qiu, 2004; Geraads, Spassov, 2016). Удлиненный Р4 у поздней формы Р. alexejewi не соответствует наблюдаемой тенденции укорочения премоляров. Поэтому принадлежность зубов этого образца одной особи крайне сомнительна (Wang,

Qiu, 2004; Geraads, Spassov, 2016). Соотношение длины P4-M1 находки P. cf. alexejewi из Юйше (Teilhard de Chardin, Leroy, 1945, рис. 19) совпадает с диапазоном их изменчивости у Р. lartetii и P. maeotica. Основным отличием P. alexeiewi от других Promephitis являлся узкий m1 (Schlosser, 1924; Teilhard de Chardin, Leroy, 1945; Montoya et al., 2011). Однако этот признак не является релевантным для видовой диагностики. Наше исследование показало, что пропорции m1 имеют существенную изменчивость у P. lartetii и P. maeotica: промеры m1 P. alexejewi попадают в этот диапазон. Строение и размеры зубов P4–M1, m1, а также угол наклона венечного отростка нижней челюсти P. alexejewi (Schlosser, 1924, partim; Teilhard de Chardin, Leroy, 1945; Montoya et al., 2011) полностью соответствуют признакам P. maeotiса. В связи с этим необходимо продолжать исследования черепной морфологии P. alexejewi и других представителей рода.

#### \* \* \*

Мы выражаем глубокую признательность Д.О. Гимранову (ИЭРиЖ УрО РАН) и М.В. Сотниковой (ГИН РАН) за консультации и плодотворные дискуссии, г. Куфосу (G.D. Koufos, AUTH) за предоставленные фотографии материала Р. lartetii, Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за помощь в проведении КТ-анализа и С.В. Багирову (ПИН РАН) за высококачественную фотосъемку материалов, С.В. Крускопу и В.С. Лебедеву (НИИ ЗММУ) за помощь в обеспечении работ со сравнительным материалом по Мерhitidae; акад. А.В. Лопатину (ПИН РАН) за ценные замечания и советы.

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Алексеев А.* Фауна позвоночных д. Ново-Елизаветовки. Одесса: Тип. Техник, 1915. 453 с.

Вангенгейм Э.А., Тесаков А.С. Местонахождения млекопитающих мэотиса Восточного Паратетиса: их место в магнитохронологической и европейской континентальной шкалах // Стратигр. Геол. корреляция. 2008. Т. 16. № 4. С. 95–109.

Вислобокова И.А. Первая находка Chleuastochoerus (Suidae, Artiodactyla) на территории России // Палеонтол. журн. 2009. № 6. С. 78–89.

Вислобокова И.А., Лавров А.В. Древнейшие кабарги рода Moschus на территории России и их значение

для уточнения эволюции и родственных отношений семейства Moschidae // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 87–99.

*Гимранов Д.О., Лавров А.В.* Новые находки Promephitis (Mephitidae, Carnivora) из верхнего миоцена Сибири (Таралык-Чер, Тыва) // Фундаментальная и прикладная палеонтология. Матер. LXIV сессии Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2018. С. 187–188.

Дмитриева Е.Л., Сердюк Н.В. Hippotraginae (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) из позднего миоцена Тувы // Палеонтол. журн. 2011. № 6. С. 66–74.

Крокос В.І. Хижаки з меотичних відкладів с. Гребінники МАРСР // Геол. журн. 1939. Т. 6. № 1–2. С. 129–183. Лавров А.В., Гимранов Д.О. Первая находка представителя гигантских куньих рода Eomellivora (Carnivora, Mustelidae) на территории России (Тува, верхний миоцен) // Докл. Акад. наук. 2018. Т. 480. № 1. С. 125–127. Меладзе Г.К. Гиппарионовая фауна Аркнети и Базалети. Тбилиси: Мецниереба, 1967. 168 с.

*Семенов Ю.О.* Про зникнення місцезнаходження пізньоміоценових хребетних "Гребеники" // GEO&BIO. 2018. V. 16. Р. 15–19.

https://doi.org/10.15407/gb.2018.16.01

*Alberdi M.T., Gabunia L.K.* Comparison of Georgian and Spanish hipparions // Bull. Acad. Sci. Georgian SSR. 1985. V. 118. P. 641–643.

*Bonis L. de*. Carnivora (Mammalia) from the late Miocene of Akkaşdağı, Turkey // Geodiversitas. 2005. V. 27. P. 567–589.

*Dehm R.* Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern // Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. N. F. 1950. Bd 58. S. 1–141.

*Deng T., Qiu Z.X., Wang B.Y. et al.* Late Cenozoic biostratigraphy of the Linxia basin, northwestern China // Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology / Eds. Wang X.M., Flynn L.J., Fortelius M. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2013. P. 243–273.

*Dragoo J.W., Honeycutt R.L.* Systematics of mustelid-like carnivores // J. Mammalogy. 1997. V. 78. № 2. P. 426–443. *Finarelli J.A.* A total evidence phylogeny of the Arctoidea (Carnivora: Mammalia): relationships among basal taxa // J. Mammal. Evol. 2008. V. 15. P. 231–259.

*Flynn J.J., Nedbal M.A., Dragoo J.W. et al.* Whence the red panda? // Mol. Phylog. Evol. 2000. V. 17. № 2. P. 190–199. *Gaudry A.* Résultats de la fouilles entreprises en Grèce sous les auspices de l'Académie des Sciences // C. R. Acad. Sci. Paris. 1861. V. 52. P. 722–724.

*Gaudry A*. Animaux fossiles et géologie de l'Attique d'après les recherches faites en 1855-56 et en 1860, sous les auspices de l'Acadèmie des Sciences. P.: Libraire de la Soc. Géol. de France, 1862. 474 p.

*Geraads D., Spassov N.* Musteloid carnivores from the upper Miocene of South-Western Bulgaria, and the phylogeny of the Mephitidae // Geodiversitas. 2016. V. 38. № 4. P. 543–558.

*Ginsburg L.* Order Carnivora // The Miocene Land Mammals of Europe / Ed. Rössner G.E., Heissig K. München: Verl. Dr. F. Pfeil, 1999. P. 109–148.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2024

*He J., Huang W.-B.* A new species of Promephitis from the Pliocene of Tongshan County, Jiangsu Province // Vertebr. PalAsiat. 1991. V. 29. P. 303–313.

*Kay R.F., Hiiemae K.M.* Jaw Movement Tooth Use in Recent and Fossil Primates // Amer. J. Physical Anthropol. 1974. V. 40. № 2. P. 227–256.

*Koufos G.D.* Carnivora // The late Miocene vertebrate locality of Perivolaki, Thessaly, Greece / Ed. Koufos G.D. Schweizerbart, 2006. P. 39–74 (Palaeontogr. Abt A. V. 276).

*Koufos G.D.* The Miocene carnivore assemblage of Greece // Estud. Geol. 2011.V. 67. № 2. P. 291–320.

*Lange-Badre B.* Les Creodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérier // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. Paris. Sér. C. 1979. V. 42. P. 1–249.

Law C.J., Slater G.J., Mehta R.S. Lineage diversity and size disparity in Musteloidea: testing patterns of adaptive radiation using molecular and fossil-based methods // Syst. Biol. 2018. V. 67.  $\mathbb{N}$  1. P. 127–144.

*Montoya P., Morales J., Abella J.* Musteloidea (Carnivora, Mammalia) from the Late Miocene of Venta del Moro (Valencia, Spain) // Estud. Geol. 2011. V. 67. P. 193–206.

*Major F.* New Carnivora from the middle Miocene of La Grive Saint-Alban, Ishre, France // Geol. Mag. 1903. V. 10. P. 534–538.

*Morales J., Nieto M., Kholer M. et al.* Large mammals from the Vallesian of Spain // The Evolution of Neogene Terrestrial Ecosystems in Europe / Ed. Agusti J., Rook L., Andrews P. Cambridge: Univ. Press, 1999. P. 113–126.

*Morlo M.* Die Raubtiere (Mammalia, Carnivora) aus dem Turolium von Dorn-Dürkheim 1 (Rheinhessen). Teil 1: Mustelida, Hyaenidae, Percrocutidae, Felidae // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1997. Bd 197. S. 11–47.

*Petter G.* Contribution a l'étude des mustélidés des bassins Néogènes du Vallès-Pénédès et de Calatayud-Teruel (Espagne orientale) // Mém. Soc. Géol. France. 1963. V. 97. P. 6–44.

*Pilgrim G.E.* A fossil skunk from Samos // Amer. Museum Novit. 1933. № 663. P. 1–15.

*Pinto-Llona A.C.* Macrowear and occlusal microwear on teeth of cave bears Ursus spelaeus and brown bears Ursus arctos: Inferences concerning diet // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2013. V. 370. P. 41–50.

*Pocock R.I.* The auditory bulla and other cranial characters in the Mustelidae // Proc. Zool. Soc. London. 1921. Pt 3. P. 473–486.

*Radinsky L.* Are stink badgers skunks? Implications of neuroanatomy for mustelid phylogeny // J. Mammal. 1973. V. 54. № 3. P. 585–593.

*Radulescu C., Samson P.M., Petculescu A. et al.* Pliocene large mammals of Romania // Coloquios de Paleontol. 2003. V. 1. P. 549–558.

*Robles J.M., Alba D.M., Moyà-Solà S. et al.* New craniodental remains of Trocharion albanense Major, 1903 (Carnivora, Mustelidae), from the Vallès-Penedès Basin (Middle to Late Miocene, Barcelona, Spain) // J. Vertebr. Paleontol. 2010. V. 30. № 2. P. 547–562.

*Sato J.J., Wolsan M., Minami S. et al.* Deciphering and dating the red panda's ancestry and early adaptive radiation of Musteloidea // Mol. Biol. Evol. 2009. V. 53. P. 907–922.

*Schlosser M.* Beiträge zur Kenntnis der Säugethierreste aus den süddeutschen Bohnerzen // Geol. Paläontol. Abh. 1902. Bd 5. P. 117–258.

*Schlosser M.* Tertiary vertebrates from Mongolia // Palaeontol. Sin. Ser. C. 1924. V. 1. P. 1–132.

*Şenyürek M.S.* A study of a skull of Promephitis from the Pontian of Küçükyozgat // Bell. Türk Tarih Kurumu. 1954. V. 18. № 71. P. 279–315.

*Smith T., Smith R.* The creodonts (Mammalia, Ferae) from the Paleocene–Eocene transition in Belgium (Tienen Formation, MP7) // Belg. J. Zool. 2001. V. 131. № 2. P. 117–135. *Teilhard de Chardin P., Leroy P.* Les Mustélidés de Chine. Pekin: Institut de Géobiologie, 1945. 56 p.

*Tesakov A.S., Titov V.V., Simakova A.N. et al.* Late Miocene (Early Turolian) vertebrate faunas and associated biotic record of the Northern Caucasus: Geology, palaeo-environment, biochronology // Fossil Imprint. 2017. V. 73. № 3–4. P. 383–444.

*Van Valen L.* Deltatheridia, a new order of mammals // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1966. V. 132. P. 1–126.

*Wang X., Qiu Z.* Late Miocene Promephitis (Carnivora, Mephitidae) from China // J. Vertebr. Paleontol. 2004. V. 24. № 3. P. 721–731.

*Werdelin L.* Carnivores, exclusive of Hyaenidae, from the later Miocene of Europe and western Asia // The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas / Ed. Bernor R.L., Fahlbusch V., Mittmann H.-W. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1996. P. 271–289.

Yonezawa T., Nikaido M., Kohno N. et al. Molecular phylogenetic study on the origin and evolution of Mustelidae // Gene. 2007. V. 396.  $\mathbb{N}_2$  1. P. 1–12.

Zdansky O. Promephitis aus dem Ponticum von China // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. 1937. V. 26. P. 323–330.

# *Promephitis lartetii* Gaudry, 1861 (Carnivora: Mephitidae) from the Late Miocene of Tuva (Taralyk-Cher Locality)

## I. F. Araslanov<sup>1</sup>, A. V. Lavrov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

The paper describes fossil remains of *Promephitis lartetii* (Mephitidae) from the Upper Miocene (MN 12-13) of Tuva, the Taralyk-Cher locality, presented by two nearly complete deformed skulls, mandibular rami, and maxilla, mandible fragments, and isolated teeth. The variability of taxonomically significant characters in the morphology P4-M1 and the skull of *P. lartetii* has been studied. The stability of the taxonomic characters of the genus *Promephitis* has been analyzed.

Keywords: Mephitidae, Carnivora, Late Miocene, Tuva, Eurasia, skull, upper teeth, lower carnassial tooth

УДК523.681+551.763/.781+563.14/.12 (470.6)

# МЕЛ-ПАЛЕОГЕНОВАЯ ГРАНИЦА В РАЗРЕЗЕ ШАПСУГСКИЙ (ЮЖНЫЙ СКЛОН СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА)

© 2024 г. Д. В. Кочергин<sup>*a*, *b*, \*, Н. В. Грановская<sup>*c*</sup></sup>

<sup>a</sup>ООО "Центральное горно-геологическое агентство", Москва, 117042 Россия <sup>b</sup>Палеонтологический институт РАН им. А.А. Борисяка, Москва, 117647 Россия <sup>c</sup>Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, 344006 Россия

\*e-mail: cgga@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.10.2023 г. После доработки 19.10.2023 г. Принята к публикации 19.10.2023 г.

На южном склоне Северо-Западного Кавказа во флишевой толще разреза Шапсугский впервые найден горизонт силицитов, соответствующий глобальному катастрофическому событию границы мела-палеогена. Выделены комплексы радиолярий и планктонных фораминифер, обосновывающие возраст отложений. Минералогические и аналитические исследования свидетельствуют о наличии тектитов, ударных минералов, повышенном содержании иридия в пограничном слое исследованного разреза.

*Ключевые слова:* мел-палеогеновая граница, радиолярии, фораминиферы, катастрофическое событие, тектиты, иридий, флишевые отложения, Северо-Западный Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X24020123, EDN: FGPLNQ

#### введение

На южном склоне Северо-Западного Кавказа во флишевой толще разреза Шапсугский впервые выявлены палеонтологические и минералогические индикаторы глобальных событий, произошедших на границе мела — палеогена.

Данный разрез расположен в черте г. Туапсе, в скальном обрыве на юго-восточном склоне горы Варваринка, на выезде с ул. Шапсугская на федеральную автомобильную дорогу Новороссийск—Сочи (рис. 1) и в геологическом отношении приурочен к юго-восточному замыканию Новороссийско-Лазаревского синклинория. В исследуемом регионе авторами выделены ранее не описанные здесь радиолярии дания, планктонные фораминиферы датского и маастрихтского возраста.

Тема глобальных, планетарных катастрофических событий на границе маастрихта — дания и связанного с ними биотического события активно обсуждается в научном сообществе в течение последних четырех десятилетий. Толчком послужило открытие У. и Л. Альваресами (Alvarez et al., 1980) в слое глубоководных глин из разреза Баттачионе, в Губбио (Италия), аномально высоких содержаний иридия. Такие содержания характерны для астероидов. Многочисленными исследованиями подтвержден факт катастрофического и биотического события в конце мелового периода, одним из факторов которого являлось падение астероида в акваторию мексиканского залива (Keller et al., 1997).

Пограничные отложения в виде маломощного горизонта осадочных пород (до первых см), сформированного на границе мелового и палеогенового периодов, ассоциируются с биотическим событием. Они встречены на всех континентах, а также в керне скважин, пробуренных в океанах по международной программе бурения (Deep Sea Drilling Project). На территории бывшего СССР они описаны на Мангышлаке, в Туркмении, в Грузии (Назаров и др., 1983; Alekseev et al., 1986; Nazarov et al., 1986; Алексеев и др., 1988; Naidin et al., 1990; Adamia et al., 1993; Веймарн и др., 1998). Разрезы, содержащие фаунистические и минералогические подтверждения мел-палеогеновой границы, до настоящего времени на территории Российской Федерации не описывались.

Цель исследований — уточнение стратиграфического положения мел-палеогенового пограничного горизонта во флишевых отложениях южного борта Северо-Западного Кавказа.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования включали в себя: выделение зональных стратиграфических подразделений по радиоляриям и планктонным фораминиферам, биостратиграфическое обоснование возраста полученных комплексов микрофауны, поиски стрессовых и космических минералов, проведение анализа химических элементов из пограничного горизонта.

Объектом исследований являлись кремнистые, карбонатные и терригенные разности пород разреза Шапсугский, отнесенные к снегуревской свите маастрихтского возраста (нижняя часть разреза, слои 122-139) и к шепсинской свите датского возраста (средняя и верхняя части разреза, слои 1-121) (Афанасьев, 2004). Непосредственный горизонт катастрофического события (слой № 122) является последним слоем, относимым к маастрихту (рис. 2). Отложения снегуревской свиты, представленные глинисто-карбонатно-алевритовым флишем с преобладанием глинисто-алевритовых компонентов, согласно залегают на отложениях васильевской свиты и имеют суммарную мощность 299 м. Шепсинская свита фациально замещает свиту сукко, согласно залегает на снегуревской свите маастрихта, перекрывается навагирской свитой датского возраста и сложена флишевым переслаиванием окремнелых мергелей, аргиллитов и опок (мощность ритмов 0.1-0.4 м) (Афанасьев, 2004).

Литолого-стратиграфическое изучение разреза сопровождалось палеонтологическими и минералогическими исследованиями.

При проведении палеонтологических исследований осуществлялось выделение и изучение радиолярий из кремнистых пород и планктонных фораминифер из карбонатных и терригенных разностей. Наилучший результат для извлечения радиолярий из силицитов получен травлением породы 15%-м раствором плавиковой кислоты. Микрофауну планктонных и бентосных фораминифер выделяли механической или химической дезинтеграцией карбонатных и терригенных пород. Фотографирование палеонтологических объектов проводилось на сканирующем электронном микроскопе CAMS- САN Cambride UK в кабинете приборной аналитики Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). Коллекции радиолярий и фораминифер разреза Шапсугский (№ 1 и № 2) хранятся в Центральном горно-геологическом агентстве (ЦГГА).

В образце из горизонта глобального события определялся количественный элементный состав на масс-спектрометре с индуктивно-связанной плазмой (ISP масс-спектрометр) Termo Fisher X Series (Аналитический центр Ин-та геологии Карельского научного центра РАН). Петрографические исследования (микроскоп Axio Scope 40 Carl Zeiss), подтвержденные рентгенофазовым анализом (дифрактометр рентгеновский Rigaku "MiniFlex 600") проведены в Московском государственном ун-те им. М.В. Ломоносова (МГУ) (аналитик Е.В. Карпова).

В ПИН РАН проведены электронно-микроскопические исследования ударных и космических минералов (на сканирующем электронном микроскопе TESSCAN Vega 2), их количественный химический анализ (на энергодисперсионном спектрометре INCA OXFORD instrument), а также оптические исследования тектитов (на стереомикроскопе M165-C Leica). При этом визуальный поиск ударных алмазов и различных модификаций углерода наноразмерности осуществлялся путем облучения породы фонарем UV-Tech 9WX1-источником света вультрафиолетовом спектре, с длиной волны 365 нм. Фотографирование фрагментов стеклоподобного вещества выполнено на поляризационном микроскопе Olimpus Bx-51 в Ин-те геологии рудных месторождений, петрографии, минералогии и геохимии РАН (ИГЕМ РАН) А.Д. Бобанским.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

При полевом изучении флишевых отложений восьми опорных разрезов верхнего мела палеоцена южного склона Северо-Западного Кавказа в 2014-2016 гг. Д.В. Кочергиным были выделены циклиты, сложенные известковыми глинами, глинистыми известняками, песчаниками, силицитами, опоками, кремнями (Кочергин, 2017). Особое внимание уделялось исследованию кремнистых разностей пород, которые характерны для низов палеоцена. Поэтому в литологическом плане наиболее интересным оказался разрез Шапсугский. В данном разрезе цикличная флишевая толща снегуревской и шепсинской свит находится в перевер-



**Рис. 1.** Местоположение разреза Шапсутский на схемах Краснодарского края, г. Туапсе и фрагменты разреза в обнажениях: *1* – место разреза, *2* – федеральная автомобильная дорога Новороссийск–Сочи, *3* – путь к разрезу от железнодорожного вокзала г. Туапсе.

нутом залегании, что подтверждается палеонтологическими и литологическими данными в соответствии с циклами (секвенцией) А. Боумы (Bouma, 1964). Детально исследованный фрагмент разреза, мощностью 21.4 м, отличается присутствием силицитов и опок с толшиной слоев 0.15-0.40 м, число которых возрастает в средней части разреза (рис. 2). В основании разреза находятся известняки снегуревской свиты, белые, плитчатые, трещиноватые, пелитоморфные, мощностью 0.2 м. Известняки перекрыты пачкой серых, зеленовато-серых мергелей снегуревской свиты, мощностью около 0.6 м, с прослоями черных силицитов. Выше по разрезу наблюдается переходный мел-палеогеновый пограничный слой (слой 122), представленный серовато-черными силицитами, мощностью 0.32 м. На пограничном слое согласно залегают отложения шепсинской свиты палеогена: пачка серых мергелей видимой мощностью до 20 м с прослоями темно-серых силицитов, сменяющихся выше по разрезу прослоями опок, известняков и песчаников.

Палеонтологическими исследованиями из силицитов средней части разреза выделены комплексы радиолярий, соответствующие видам-индексам Amhisphaera aotea Hollis и A. kina Hollis одноименных зон палеогена южных высоких широт глобальной шкалы палеогена GTS-2012, (RP1) и (RP2) (рис. 3, a-e). В карбонатных и терригенных разностях пород шепсинской свиты и пограничного горизонта обнаружены комплексы планктонных фораминифер подзон P0-P1b шкалы планктонных фораминифер палеоцена (Olsson et al., 1999) (рис. 3, e-e).

В составе зонального комплекса радиолярий с видом-индексом Amphisphaera aotea Hollis, 1993 выделяются доминантные таксоны: A. aotea Hollis, A. spinulosa Hollis et Hanson, Stylosphaera goruna Sanfilippo et Riedel, Lithomespilus coronatus Squinabol, Hexacontium paleocenica Sanfilippo et Riedel, Peritiviator? dumitricai Nishimura, Spongurus bilobatus Clark et Campbell, Periphaena alveolata (Lipman), Amphisphaera macrosphaera (Nishimura).

В составе зонального комплекса с видом-индексом Amhisphaera kina Hollis,1993 установлены: A. kina Hollis, A. radiosa (Ehrenberg), Artostrobus pusillum (Ehrenberg), Buryella insensis (Kozlova), Lithomespilus mendosa (Krasheninnikov), Lithomespilus coronatus Squinabol, Haliomma faceta (Kozlova), Spongurus bilobatus Clark et Campbell, S. quadratus Campbell et Clark, Spongopyle sanfilippoae O'Connor, Periphaena alveolata (Lipman).

Находка индекс-вида А. aotea Hollis позволила предположить наличие пограничного мелпалеогенового горизонта в разрезе Шапсугский, по аналогии с верхнемеловой-среднеэоценовой карбонатно-кремнистой формацией "Mead Hill" (группа Muzzle), простирающейся на северо-восточном окончании южного о-ва Новой Зеландии. Голотип этого вида был описан К. Холлисом в 10 см выше слоя глин К-Т границы (Hollis, 1993; Strong et al., 1995).

Форма А. aotea определена Холлисом как индекс-вид одноименной зоны палеогена шкалы южных высоких широт (RP1). Подошва зоны коррелирует с кровлей маастрихтской радиоляриевой зоны (RK9) Lithomelissa? hoplites и подошвой фораминиферовой зоны (P0-Pα). Кровля этой зоны коррелирует с верхней частью фораминиферовой зоны P1a.

По первому появлению радиолярии А. aotea мел-палеогеновый горизонт с иридиевой аномалией также зафиксирован в разрезе Wharanui Point (Strong et al., 1995). В Новозеландском регионе данный вид встречен в разрезах: Woodside Creek, Flaxbourne River, Chancet Rocks, Wharanui Point.

Раннепалеоценовые комплексы радиоляриевой микрофауны с зональным видом-индексом А. aotea выделены из кремнистых пород континентальных и островных разрезов, скважин, пробуренных по проекту (DSDP). Так, они описаны в нижнепалеоценовой части мел-среднеэоценового разреза формации Домеки, развитой на о-ве Сикоку, Япония (Harumasa, 2001). А. aotea присутствует и в палеоценовых отложениях пояса Шиманто (Симанто) (Северный пояс). южная часть гор Акаиши, Центральная Япония (Muramatsu, 1986). Они выделены Г. Келлер (Keller et al., 1997) в отложениях палеоцена формации Гуаякиль (Эквадор), Л. Дингом (Ding, 2003) из сланцев и кремней формации Сангдалин, входящей в осадочную группу Жеба (Южный Тибет). Из отложений палеоцена, представленных на территории Российской Федерации, форма

## КОЧЕРГИН, ГРАНОВСКАЯ



**Рис.** 2. Литолого-стратиграфическая колонка разреза Шапсугский с зонами и подзонами палеогена по радиоляриям (GTS-2012) и планктонным фораминиферам (МСШ-2015). Обозначения: *1* – мергели, *2* – силициты, *3* – опоки, *4* – алевролиты, 5 – песчаники.



Рис. 3. Палеонтологические индикаторы пограничного мел–палеогенового слоя разреза Шапсугский, электронные изображения микрофауны: *a* – Amphisphaera aotea Hollis (экз. ЦГГА 2020, № 1/3),  $\delta$  – A. kina Hollis (экз. ЦГГА 2020, № 1/25), e – A. macrosphaera Nishimura (экз. ЦГГА 2020, № 1/101), e – Praemurica taurica (Morozova) (экз. ЦГГА 2020, № 2/1),  $\partial$  – Heterohelix globulosa (Ehrenberg) (экз. ЦГГА 2020, № 2/2), e – Guembelitria dammula Voloshinova (экз. ЦГГА 2020, № 2/3).

A. aotea Hollis и соответствующий ей зональный комплекс радиолярий ранее не описывались.

Исследования позволили определить и проследить в разрезе Шапсугский смену подзон палеоцена МСШ по планктонным фораминиферам: Р0, Ра, Р1а, Р1b. В нижней части разреза выделена подзона по планктонным фораминиферам Р0 с индекс-видом Hedbergella monmouthensis (Olsson, 1960). В комплекс планктонных фораминифер этой зоны входят: H. monmouthensis (Olsson), Guembelitria dammula Voloshinova, G. cretacea Cushman, Praemurica taurica (Morozova), Heterohelix globulosa (Ehrenberg), H. moremani (Cushman), Parasubbotina af. pseudobulloides Olsson et al., Planoglobulina acervulinoides (Egger), Pseudotextularia nutalli (Voorwijk), Eoglobigerina eobuloides Morozova, Racemiguembelina powelli Smith et Pessagno, Chiloguembelina midwayensis (Cushman), Pseudotextularia elegans (Rzehak), Rugoglobigerina rugosa (Plummer). Комплекс планктонных фораминифер подзоны сопоставим с описанным ранее из Нижнеозерейкинского разреза (Алексеев и др., 2018).

В средней части разреза выделена зона Расиндекс-видом Parvularugoglobigerina eugubina (Lutегbacher et Premoli Silva, 1964). В комплекс планктоных фораминифер зоны входят: P. eugubina (Luterbacher et Premoli Silva), Globoconusa daubjergensis (Bronnimann), Woodringina hornestownensis Olsson, Guembelitria cretacea Cushman, Eoglobigerina eobulloides Morozova, Woodringina claytonensis Loeblich et Tappan, Parasubbotina aff. pseudobulloides Olsson et al., Globonamalina archaeocompressa (Blow), Globotruncanita cf. stuarti (de Lapparent), Pseudoguembelina excolata (Cushman), Chiloguembelina morsei (Kline), C. ex.gr. midwayensis (Cushman), Praemurica taurica (Morozova), Heterohelix globulosa (Ehrenberg).

В верхней части разреза выделена зона P1a с индекс-видом Subbotina triloculinoides (Plummer, 1926). В комплекс фораминифер зоны входят S. triloculinoides (Plummer), Globonamalina planocompressa (Shutskaya), Praemurica pseudoinconstans (Blow), Eoglobigerina edita (Subbotina).

Стратиграфически выше выделена подзона P1b с индекс-видом Globanomalina compressa (Plummer, 1926). В комплекс зоны входят Parvularugoglobigerina alabamensis (Liu et Olsson), Parasubbotina aff. pseudobulloides Olsson et al., Subbotina riloculinoides (Plummer) — маркер нижней границы подзоны P1b (64.5 млн л.) (Olsson et al., 1999).

Минералогическими исследованиями определен непосредственный слой-индикатор глобального катастрофического события, представленный черными силицитами, мощностью 0.32 м. Силициты опал-кристобалитовые, известковисто-глинистые, глобулярно-колломорфные и интракластовые (по петрографическим данным содержащие до 20% иллита и 10% кальцита). Рентгенофазовым анализом установлены также гидрослюда (11%), смектит (2%), хлорит (2%), цеолит (гейландит) (1%), кварц (13%), кристобалит (52%), плагиоклаз (2%), кальцит (14%), сидерит (3%). минералогическими исследованиями обнаружены чешуйки мусковита, ромбоэдры и скаленоэдры кальцита, зерна кварца, железомагнезиальных карбонатов, глауконита, кристаллы пирита. В верхней части слоя силицитов наблюдается тонкий прослой (мощностью 3–5 см), представленный окремнелыми мергелями с пятнистыми выделениями гидроксидов железа. Подобные ожелезненные образования с крайне незначительной мощностью описываются в большинстве наиболее известных мировых разрезов с мел-палеогеновой границей.

К типоморфным минералогическим признакам пограничного слоя относятся: присутствие экзотических микросфер, муассонита, прозрачных и черных зерен высокоуглеродистого вещества, благородных металлов, шокового кварца, обломков стекла, которые имеют сходство с космическими частицами, описанными ранее (Грачев и др., 2008; Корчагин, 2011). В силицитах ниже подошвы пограничного горизонта диагностировались микрочастицы самородного железа и кремния.

Микросферы и наносферы (размером от 100 до 0.1 мкм) силикатного, алюмосиликатного, магнетитового состава имеют шаровидную, эллипсовидную, веретеновидную формы (рис. 3, a-e). Первично магнетитовые микросферы часто замещаются гидроксидами железа, что обусловлено активными постседиментационными преобразованиями толщи в постмаастрихтское время.

Из тяжелой фракции силицитов выделены зерна (размерностью 200-2 мкм) черного кремнисто-углеродистого вещества, содержащие переменные соотношения Si и C, не типичные для осадочного процесса. Энергодисперсионным спектрометром в единичных частицах определен углерод (до 98.48%) с примесью кремния (1.52%) и предположительно муассанит (Si-57% и С-41.9%). Найдены также черные и темно-конитевидные ричневые высокоуглеродистые образования (С-68%) в виде волокон, достигающих длины 300 мкм, диаметром сечения 5-20 мкм и микрочастица нитрида углерода. К образованиям высокоуглеродистого состава пограничного слоя приурочены микропластинки (размером 0.2-10 мкм), содержащие Аи (34.72-90.27%), Ag (4.47–44.59%), Pt (0.86%).

При облучении породы из пограничного слоя ультрафиолетом (длиной волны 365 нм) на единичных частицах, размером менее 0.2 мкм, наблюдалась флюоресценция в ярко-розовом и зеленом спектрах, характерная для ударных алмазов (лонсдейлитов). К космической пыли в силицитах из пограничного слоя могут отно-

138

ситься частицы высокочистого железа (100% Fe) и высокочистого кремния (100% Si).

Характерной особенностью пограничного слоя является наличие нескольких разновидностей кварца: угловатых обломков алевритовой размерности, а также зерен неправильной формы со сглаженными краями (предположительно, оплавленных). При оптическом исследовании в "оплавленных" зернах наблюдаются системы тонких, волосовидных трещин, часть которых не пересекает внешних границ зерен, что может указывать на их образование в стрессовых условиях. В пользу импактного события могут свидетельствовать также найденные в силицитах палочковидные прозрачные и полупрозрачные образования силикатного состава, иногда с заостренными концами, круглого сечения диаметром 5-10 мкм, длиной 150-30 мкм. Подобные образования из переходного слоя на границе мела и палеогена, состоящие на 99% из SiO<sub>2</sub>, были описаны В.А. Цельмовичем и др. (2008) в разрезе Гамс (Восточные Альпы). Они названы силикаглассами, или стримерглассами и встречены совместно с тектическими минералами.

Особого внимания заслуживает находка в силицитах пограничного слоя угловатых обломков (до 3 мм в поперечнике при толщине менее 1 мм) полупрозрачного ожелезненного стеклоподобного вещества перлитовой структуры (рис. 4, *г*).

Геохимическим индикатором изученного пограничного слоя является ураганное содержание иридия, а также высокие концентрации платиноидов и ряда других металлов, не характерные для осадочных пород Северо-Западного Кавказа. В установке индуктивно-связанной плазмы (ICP) в пробе ожелезненного силицита из верхней части слоя 122 определены (в ppb): Ir-46, Pd-530, Pt-49, Ru-17, Cr-52496, Ni-26393, Co-5320, Th-2646, U-825, Li-9152, Be-498, Sc-3875, Ti-1034954, V-43781, Mn-346216, Cu-17964, Zn-33571, Ga-14267, As-4873, Se-4089, Rb-37823. Sr-20937, Y-7397, Zr-36258, Nb-3674, Mo-564, Ag-73, Cd-122, Cs-1988, Sb-555, Ba-214127, La-9707, Ce-23015, Pr-2397, Nd-9314, Sm-1997, Eu-367, Gd-1931, Tb-234, Dy-1324, Ho-241, Er-782, Tm-98, Yb-740, Lu-120, Hf-1053, Ta-227, W-560, Tl-1312, Pb-6596, Bi-45, Такой геохимический набор элементов является аномальным и обычно связывается с глобальным космическим событием на границе мела и палеогена. Содержания иридия в пограничном слое мела-палеогена в различных разрезах мира колеблются от 1 до 580 ppb (Sawlowich, 1993). Например, в разрезе Каравака (Испания) – до 56.9 ppb,



**Рис.** 4. Микросферы:  $a, \delta$  – соответственно силикатного и алюмосиликатного состава (электронные изображения); e – магнетитового состава (фото на СЭМ); e – фрагмент обломка ожелезненного силикатного стекла с перлитовой структурой (фото в проходящем свете поляризационного микроскопа).

в разрезе Стевен Клинт (Дания) – до 50.9 ppb (Савельева и др., 2016).

#### выводы

В Российской Федерации найден уникальный горизонт пограничных отложений мела—палеогена, являющийся индикатором глобального катастрофического и биотического события. Это делает разрез Шапсугский особенно значимым для продолжения этих исследований в Кавказском регионе и для изучения минерагении крупных ударных астроблем, рассеянных продуктов их взрывов.

Авторы благодарят А.С. Алексеева (МГУ, ПИН РАН) за ценные консультации при определении планктонных фораминифер и обсуждение проблемы в целом. С теплотой и благодарностью вспоминаем выдающегося микропалеонтолога, безвременно ушедшего от нас В.Н. Беньямовского, изучавшего планктонных фораминифер Шапсугского разреза.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А.С., Беньямовский В.Н., Кочергин Д.В., Копаевич Л.Ф. Первая находка тегулатоидного иноцерамидного двухстворчатого молюска в маастрихте Новороссийска (Северо-Западный Кавказ) // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2018. Т. 93. Вып. 3. С. 26–32.

Алексеев А.С., Назаров М.А., Барсукова Л.Д. и др. Граница мела и палеогена на юге Туркмении и ее геохимическая характеристика // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1988. Т. 63. Вып. 2. С. 55–69.

*Афанасьев С.Л.* Геология Западного Кавказа. М.: Воентехиздат, 2004. 160 с.

Веймарн А.Б., Найдин Д.П., Копаевич Л.Ф. и др. Методы анализа глобальных катастрофических событий при детальных стратиграфических исследованиях. Методические рекомендации. М.: Изд-во МГУ, 1998.190 с.

Грачев А.Ф., Корчагин О.А., Цельмович В.А., Коллманн Х.А. Космическая пыль и микрометеориты в переходном слое глин на границе мела и палеогена в разрезе Гамс (Восточные Альпы): морфология и химический состав // Физика Земли. 2008. № 7. С. 42–57.

Корчагин О.А., Цельмович В.А. Космические частицы (микрометеориты и наносферы) из пограничного слоя глины между мелом и палеогеном (К-Е) разреза Стевенс-Клинт, Дания // Докл. Акад. наук. 2011. Т. 437. № 4. С. 520–525.

Кочергин Д.В. Значение палеоценовых радиолярий Северо-Западного Кавказа для стратиграфии и палеогеографических реконструкций бассейна // Интегративная палеонтология: перспективы развития для геологических целей. Матер. LXIII сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб., 2017. С. 80–82.

*Назаров М.А., Барсукова Л.Д., Колесов Г.М. и др.* Происхождение иридиевой аномалии на границе маастрихтского и датского ярусов // Геохимия. 1983. № 8. С. 1160–1166.

*Савельева О.Л., Савельев Д.П.* Происхождение аномалий иридия и других элементов платиновой группы на разных стратиграфических уровнях // Вестн. КРА-УНЦ. Науки о земле. 2016. № 4. Вып. 32. С. 73–87.

Цельмович В.А., Грачев Ф.Ф., Корчагин О.А. Первая находка силикаглассов в переходном слое на границе мела и палеогена в разрезе Гамс (Вост. Альпы) // Междунар. конф. 100 лет Тунгусскому феномену (26– 28 июня, 2008 г., Москва). М.: РАН, 2008. С. 221–222. Adamia Sh., Salukvadze N., Nazarov M. et al. Geological events at the Cretaceous—Paleocene boundary in Georgia (Caucasus) // Geol. Carpat. 1993. V. 23. № 3. Р. 35–43. *Alekseev A.S., Barsukova L.D., Kolesov G.M. et al.* Cretaceous/Tertiary event: iridium distribution in Turkmenia sections // Lunar and Planet. Sci. Conf. 17th. 1986. Abstr. Papers. Pt 1. P. 9–10.

*Alvarez L.W., Alvarez W., Asaro F., Michel H.V.* Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction // Science. New Ser. 1980. V. 208. P. 1095–1108.

*Bouma A.H.* Ancient and recent turbidites // Geol. Mijnbouw. E. 1964. № 43. P. 375–379.

*Ding L.* Paleocene deep-water sediments and radiolarian faunas: Implication for evolution of Yarlung-Zangbo foreland basin, Southern Tibet // Sci. in China (Ser. D). 2003. V. 46.  $\mathbb{N}$  1. P. 84–96.

*Hollis C.J.* Latest Cretaceous to Late Paleocene radiolarian biostratigraphy: A new zonation from the New Zealand region // Mar. Micropaleontol. 1993. V. 21. P. 295–327.

*Keller G., Adatte T., Hollis C. et al.* The Cretaceous/Tertiary boundary event in Ecuador educed biotic effects due to eastern boundary curren setting // Mar. Micropaleontol. 1997. V. 31. P. 97–133.

*Naidin D.P., Kopaevich L.F., Moskvin M.M. et al.* Macropaleontologic characteristics of the Maastrichtian and Danian in Mangyshlak's uninterrupted sections // Izv. Akad. Nauk. Ser. Geol. 1990. № 11. P. 17–25.

*Nazarov M.A., Barsukova L.D., Kolesov G.M. et al.* Cretaceous/Tertiary event: geochemistry of Turkmenia K/T sections // Lunar and Planet. Sci. Conf. 17th. 1986. Abstr. Papers. Pt 1. P. 605–606.

Olsson R.K., Hemleben C., Berggren W.A., Huber B.T. Atlas of Paleocene Planktonic Foraminifera. Washington, D.C.: Smithson. Inst. Press, 1999. 252 p. (Smithson. Contrib. to Paleobiol.  $\mathbb{N}$  85).

*Sawlowicz Z*. Iridium and other platinum-group elements as geochemical markers in sedimentary environments // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1993. V. 104. P. 253–270.

*Strong C.P., Hollis C.J. Wilson G.J.* Foraminiferal, radiolarian and dinoflagellate biostratigraphy of Late Cretaceous to Middle Eocene pelagic sediments (Muzzle Group), Mead Stream, Marlborough, New Zealand // New Zealand J. Geol. Geophys. 1995. V. 38. P. 171–212.

# Cretaceous-Paleogene Boundary in the Shapsug Section (Southern Slope of the Northwest Caucasus)

D. V. Kochergin<sup>1, 2</sup>, N. V. Granovskaya<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Central Mining and Geological Agency, Moscow, 117042 Russia <sup>2</sup>Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sience, Moscow, 117647 Russia <sup>3</sup>Southern Federal University, Rostov-on-Don, 344006 Russia

A silicite horizon corresponding to the global catastrophic event of the Cretaceous-Paleogene boundary was found in the flysch sequence of the Shapsug section on the southern slope of the Northwest Caucasus for the first time. Complexes of radiolarians and planktonic foraminifers, which substantiate the age of the sediments, were identified. Mineralogical and analytical studies testify to the presence of tectites, impact minerals, increased iridium content in the boundary layer of the studied section.

*Keywords:* Cretaceous-Paleogene boundary, radiolarians, foraminifers, catastrophic event, tectites, iridium, flysch sediments, Northwestern Caucasus